

N° D'ORDRE : 121.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE
L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

René NOZERAN

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE QUELQUES
STRUCTURES FLORALES (ESSAI DE MORPHOLOGIE FLORALE
COMPARÉE).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 14 Juin 1954 devant la commission d'examen :

MM. P. MATHIAS *Président.*

L. EMBERGER
DENIZOT } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1955

FACULTÉ DES SCIENCES

Nom du Candidat: **NOZERAN**

Prénom: **René**

Date de Soutenance: 14 juin 1954.

Numéro d'ordre: 121.

NOZERAN (René). — Contribution à l'étude de quelques structures florales. (Essai de morphologie florale comparée.)

Paris, Masson et Cie, 1955, format in-8°. 224 p., 279 fig.

Th. Sc. Nat. Montpellier, 1954. N° 121.

NOZERAN (René). — Contribution à l'étude de quelques structures florales. (Essai de morphologie florale comparée.)

Paris, Masson et Cie, 1955, format in-8°. 224 p., 279 fig.

Th. Sc. Nat. Montpellier, 1954. N° 121.

NOZERAN (René). — Contribution à l'étude de quelques structures florales. (Essai de morphologie florale comparée.)

Paris, Masson et Cie, 1955, format in-8°. 224 p., 279 fig.

Th. Sc. Nat. Montpellier, 1954. N° 121.

NOZERAN (René). — Contribution à l'étude de quelques structures florales. (Essai de morphologie florale comparée.)

Paris, Masson et Cie, 1955, format in-8°. 224 p., 279 fig.

Th. Sc. Nat. Montpellier, 1954. N° 121.

N^o D'ORDRE : 121.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

René NOZERAN

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE QUELQUES
STRUCTURES FLORALES (ESSAI DE MORPHOLOGIE FLORALE
COMPARÉE).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 14 Juin 1954 devant la commission d'examen :

MM. P. MATHIAS	<i>Président.</i>
L. EMBERGER	} <i>Examineurs.</i>
DENIZOT	

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

===== 1955 =====

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

DOYEN

M. P. MATHIAS Professeur de Zoologie et de Biologie générale.

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. M. JACQUES, J. PAVILLARD, J. CABANNES,
M. THORAL, M. CASTERAS, L. GAY et
E. CARRIÈRE.

PROFESSEURS

MM. E. TURRIÈRE	Mécanique rationnelle.
J. SOULA	Mathématiques.
M. MOUSSERON	Chimie.
L. EMBERGER	Botanique.
C. BOUHET	Physique.
C. DENIZOT	Géologie.
J. GRANIER	Physique.
P. CHATELAIN	Minéralogie.
J. TROCHAIN	Botanique coloniale.
M ^{lles} O. TUZET	Zoologie.
G. CAUQUIL	Chimie.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

MM. P. VIÈLES	Chimie.
J. DIVE	Mathématiques.
M ^{lle} A. VERGNOUX	Physique.
MM. J. MOTTE	Botanique.
J. RABINOVITCH	Physique.
S. SALVINIEN	Chimie.

MAITRES DE CONFÉRENCES

MM. G. COUCHET	Mathématiques.
M. SILBER	Chimie.
J.-P. KAHANE	Mathématiques.

SECRÉTAIRE HONORAIRE

M. J. DUBOIS.

SECRÉTAIRE

M. R. ROUQUAIROL.



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE QUELQUES STRUCTURES FLORALES
(ESSAI DE MORPHOLOGIE FLORALE COMPARÉE)

A M. L. EMBERGER,

Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier,
Correspondant de l'Institut,

*HOMMAGE DE
RESPECTUEUSE GRATITUDE.*

R. N.

A MES MAITRES,

A MES PARENTS ET A MA FEMME,

*HOMMAGE
D'AFFECTUEUSE RECONNAISSANCE*

R. N.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE QUELQUES STRUCTURES FLORALES

(ESSAI DE MORPHOLOGIE FLORALE COMPARÉE)

Par René NOZERAN

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.

Première Partie. — **Les méthodes de travail**, p. 5. — 1. La morphologie comparée, p. 5 ; 2. L'anatomie, p. 5 ; 3. L'ontogénie, p. 6 ; 4. La morphologie expérimentale et la tératologie, p. 6 ; 5. L'étude des méristèmes apicaux, p. 7.

Deuxième Partie. — **Les techniques**, p. 8.

Troisième Partie. — **Aperçu des diverses théories sur la fleur**, p. 9. — 1. La théorie de la métamorphose, p. 9 ; 2. Les incidences des théories du caulotide et du télome, p. 10 ; 3. La fleur, organisation morphologique complexe, p. 10 ; 4. Stachyosporie et phyllosporie, p. 11 ; 5. Euanthium et pseudanthium, p. 12 ; 6. De nouvelles unités morphologiques pour expliquer la fleur, p. 13 ; 7. La fleur, appareil sporogène autonome : les travaux de GRÉGOIRE, p. 13 ; 8. Les continuateurs de l'œuvre de GRÉGOIRE, p. 14.

Quatrième Partie. — **Recherches personnelles**, p. 16.

Chapitre premier. — *Remarques sur l'appareil reproducteur de certaines Préphanérogames et Gymnospermes*, p. 16. — 1. Le rameau court mâle de *Ginkgo biloba* et de certaines Gymnospermes, p. 16 ; 2. Le glomérule mâle de *Cephalotaxus*, p. 19 ; 3. L'inflorescence mâle de *Juniperus (Arceuthos) drupacea* Labill., p. 22 ; 4. Le rameau court femelle de *Ginkgo biloba*, p. 26 : 1° Les appareils ovulifères situés à la base des rameaux courts, p. 26 ; 2° Les appareils ovulifères des sommets des rameaux courts, p. 27 ; 5. L'inflorescence femelle de *Cephalotaxus*, p. 31 : 1° Le *Cephalotaxus* du Jardin des Plantes parisien, p. 31 ; 2° Le *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem, p. 32 ; 6. Les appareils reproducteurs femelles de *Cryptomeria* et *Cunninghamia* (Taxodiacées), p. 39 ; 7. Les cônes androgynes de *Picea morinda* (Pinacée), p. 40 ; 8. Les cônes des Cupressacées, p. 41 : 1° *Cupressus*, *Actinostrobus*, p. 41 ; 2° *Juniperus*, p. 42 ; 9. Conclusions sur les Préphanérogames et Gymnospermes, p. 44.

Chapitre II. — *Recherches chez les Angiospermes*, p. 50. — I. Au sujet de quelques inflorescences, p. 50 : 1. L'inflorescence de *Piper umbellatum*, p. 51 ; 2. L'inflorescence des Amaryllidacées, p. 54 ; 3. Conclusions de l'étude des cymes de Pipéracées et d'Amaryllidacées, p. 56 ; 4. L'inflorescence des Plombaginacées, p. 57 : 1° L'inflorescence des *Limonium*, p. 57 ; 2° L'inflorescence des *Statice* L. (*Armeria* Willd.), p. 60. — II. De l'inflorescence à la fleur, p. 61 : 1. Les Passifloracées, p. 61 : 1° L'inflorescence de *Crossostemma laurifolium* Planch., p. 62 ; 2° L'inflorescence des *Adenia*, p. 63 ; 3° L'inflorescence des *Taxsonia* et *Passiflora*, p. 65 ; 2. Les Composées, p. 67 ; 3. Les Ombelliflores, p. 69 ; 4. L'épillet des Graminées, p. 73 : 1° La structure générale de l'épillet, p. 73 ; 2° La glume inférieure, p. 74 ; 3° La glume supérieure, p. 74 ; 4° Les glumelles, p. 75 ; 5° Les glumellules, p. 77 ; 6° De l'épillet à la fleur, p. 79 : *a.* L'épillet-« fleur » d'*Anthoxanthum odoratum* L., p. 79 ; *b.* L'épillet-« fleur » de *Streptochaeta*, p. 80 ; 7° Conclusions sur les Graminées, p. 81 ; 5. Inflorescences et fleurs d'Euphorbiacées, p. 82 : 1° Les botanistes devant le cyathium d'*Euphorbia*, p. 82 ; 2° Sur quelques fleurs mâles d'Euphorbiacées, p. 83 ; 3° La partie femelle du cyathium, p. 94 ; 4° Les éléments constitutifs de l'enveloppe du cyathium, p. 95 : *a.* Les glandes, p. 95 ; *b.* Comparaison avec les Rubiacées, p. 99 ; *c.* Les appendices, p. 101 ; 5° Groupements de fleurs rappelant le cyathium, p. 104 : *a.* *Ricinus communis*, p. 104 ; *b.* *Argomuellera macrophylla* Paz, p. 104 ; *c.* *Mercurialis*, p. 106 ; *d.* *Jatropha multifida* L., p. 107 ; *e.* *Monotaxis linifolia*, p. 109 ; *f.* La tribu des *Hippomanex*, p. 109 ; *g.* *Anthostema*, p. 113 ; *h.* « Précyathium » et « paracyathium », p. 116 ; 6° Vers la fleur, p. 116 : *a.* La partie femelle, p. 117 ; *b.* La partie mâle, p. 117 ; *c.* Le périanthe, p. 118 ; 7° La valeur de la fleur de *Mabea*, p. 120 ; 8° Les *Ricinocarpoideæ*, p. 121 ; 9° Résumé des principaux résultats sur les Euphorbiacées, p. 125 ; 6. Observations sur quelques Urticacées p. 126 ; 7. La fleur de *Cocculus carolinus* D. C., p. 127 ; 8. L'inflorescence et les fleurs des Saururacées, p. 129 ; 9. La fleur des Liliiflores et remarques sur l'origine de la corolle, p. 137 ; 10. Encore sur les Crucifères, p. 148 ; 11. La fleur des Malvacées, p. 152 ; 12. Autres états préfloraux, p. 155. — III. Considérations sur les diverses parties de la fleur, p. 156 : 1. L'androcée, p. 156 : 1° Les étamines bifurquées, p. 157 ; 2° Les connectifs appendiculés, p. 158 ; 3° L'étamine de *Tetrorchidium*, p. 159 ; 4° L'étamine de *Datura*, p. 160 ; 5° L'étamine dans le cadre de la fleur, p. 163 ; 2. Les pièces du périanthe, p. 164 : 1° Le périanthe dans les états préfloraux, p. 165 : *a.* Les Liliacées, p. 165 ; *b.* Les Nyctaginacées, p. 166 ; *c.* Les Renonculacées, p. 166 ; *d.* Périanthe porté par plusieurs axes, p. 168 ; 2° Autres origines du périanthe, p. 168 : *a.* Origine stipulaire, p. 168 ; *b.* Origine staminale, p. 168 ; 3° Conclusions sur l'origine du périanthe, p. 168. — IV. Pléiomérie et méiomérie, p. 170 : 1. L'opinion des auteurs, p. 170 ; 2. Pléiomérie et méiomérie, en rapport avec les états préfloraux, p. 170 ; 3. A propos de méiomérie, p. 172 ; 4. La pléiomérie par coalescence de fleurs, p. 175 : 1° *Cornus mas*, p. 176 ; 2° Les Oléacées, p. 184 ; 3° Les Sapotacées, p. 187 ; 4° Les Rubiacées, p. 188 ; 5° Conclusions sur la pléiomérie par coalescence, p. 197 ; 5. La pléiomérie par dédoublement d'organes, p. 197 ; 6. Conclusions générales sur la pléiomérie, p. 198.

Chapitre III. — *Résumé des résultats obtenus et conclusions générales*, p. 199. — 1. Chez les Préphanérogames et les Gymnospermes, p. 199 ; 2. Chez les Angiospermes, p. 200 : 1° Sur des inflorescences et des formations préflorales, p. 200 ; 2° Sur les organes et les plans floraux, p. 202 ; 3° Sur la phylogénie des inflorescences et des structures florales, p. 204.

INTRODUCTION

Le travail que nous présentons aujourd'hui expose une partie des observations que nous avons pu faire au cours de sept à huit années de recherches, tant sur des plantes vivantes que sur des plantes d'herbier. En ce qui concerne les plantes vivantes, nous avons eu la chance de pouvoir en étudier un grand nombre au cours d'un séjour que nous avons effectué en Côte-d'Ivoire. Nous avons pu heureusement compléter ainsi ce que nous avions pu voir dans la flore française et dans les collections des jardins botaniques et des serres de Montpellier et de Lyon.

Au terme de l'étape que nous nous sommes assigné, nous exposerons notre point de vue sur quelques structures de l'appareil reproducteur des Phanérogames. Nous n'avons pas la prétention de fermer un chapitre dans l'étude de la « fleur ». Certains chapitres importants, tels que celui du gynécée, n'ont même pas pu être abordés, pour ne pas allonger ce mémoire outre mesure. Nous croyons néanmoins avoir réuni un ensemble de documents suffisant, permettant de mieux comprendre certaines structures et ce qu'est une fleur. Mais, à côté de ces quelques faits exposés, combien n'y en a-t-il pas que nous avons été obligé de laisser dans l'ombre sans pouvoir arriver à conclure malgré nos efforts !

Au cours de la lecture, on reconnaîtra que ce travail a été largement inspiré par les recherches de notre maître, M. L. EMBERGER, professeur à la Faculté des Sciences, correspondant de l'Institut. Nous avons eu, en effet, la chance de suivre son enseignement lors de la préparation de la licence ; après une interruption due aux obligations militaires et à l'occupation, c'est sous sa direction constante que nous avons poursuivi nos travaux. Nous savons la lourde dette de gratitude contractée envers lui. Puisse ce modeste travail refléter un peu l'expression de la profonde et affectueuse reconnaissance que nous avons pour lui.

Nous remercions respectueusement M. le doyen MATHIAS, professeur de zoologie à la Faculté des Sciences, qui a bien voulu accepter de présider le jury de notre thèse, et M. DENIZOT, professeur de géologie, assesseur.

Dans notre travail, il sera souvent question de fleurs étudiées en Côte-d'Ivoire. Nous avons pu faire un séjour dans ce magnifique pays, grâce à une bourse qui nous fut attribuée par M. le directeur du Muséum, par la bienveillante entremise de M. le Professeur VAYSSIÈRE, professeur dans ce grand établissement ; nous leur exprimons notre vive gratitude.

Mais ce séjour outre-mer n'aurait pu être fructueux sans l'hospitalité

chaleureuse de M. le professeur MANGENOT, directeur du Centre de Recherches de l'O. R. S. O. M., à Adiopodoumé, et de notre ami, M. Jacques MIÈGE, maître de recherches à cette même station. Tous deux nous ont guidé avec beaucoup de bonté et de compétence dans le monde des plantes tropicales, dont beaucoup, sans leur aide, seraient restées pour nous des inconnues.

M. le professeur MANGENOT a souvent orienté nos recherches sur des points qu'il savait intéressants. Je lui dois beaucoup d'indications fructueuses et j'ai largement bénéficié de ses grandes connaissances. Que le profit que nous en avons tiré soit pour lui la traduction, bien insuffisante, de notre respectueuse reconnaissance.

Quant à Jacques MIÈGE, il nous a non seulement beaucoup appris, mais nous a envoyé de plus, à maintes reprises, du matériel récolté en A. O. F. Qu'il trouve ici l'expression de notre amicale gratitude.

Nous n'oublions pas que M. Puisségur, professeur au Lycée de Montpellier, a beaucoup contribué à notre formation de naturaliste, lorsqu'il enseignait à Rodez. Il nous a prodigué souvent, depuis, ses encouragements et ses conseils. Nous sommes heureux d'avoir pu faire fructifier, dans une certaine mesure, le bon grain qu'il avait semé et nous lui exprimons notre vive et respectueuse reconnaissance.

Notre travail s'est enrichi de l'apport qu'y ont fait nos élèves, M^{lle} Y. PARÈS, attachée de recherches, M^{lle} S. LIEUZÈRE, professeur de lycée, et M. B. DURAND, stagiaire de recherches, et des discussions que nous avons eues avec eux. Qu'ils en soient remerciés, plus spécialement M^{lle} PARÈS, qui a bien voulu accepter la tâche ingrate de la première lecture de notre manuscrit et qui a grandement contribué par beaucoup de délicates attentions à la mise au point pratique des épreuves de notre thèse.

Nous exprimons aussi notre reconnaissance à M. le professeur HARANT et M. le doyen DOUIN, qui ont mis à notre disposition les plantes cultivées dans les collections des jardins botaniques de Montpellier et de Lyon, qu'ils dirigent, à M. le Professeur HUMBERT, membre de l'Institut, professeur au Muséum, qui nous a communiqué des plantes d'herbier, et à M. G. BLANCHET, technicien du Jardin des Plantes de Montpellier.

Nos remerciements vont, en outre, à M^{me} ROUSSINE, chargée de recherches au C. N. R. S., dont le concours nous a été précieux, plus particulièrement, pour la traduction des articles parus dans les revues soviétiques, et à tous ceux qui nous ont aidé, en nous envoyant du matériel ou en nous apportant des indications très utiles pour notre travail. Nous pensons plus spécialement à M^{lle} Y. DE FERRÉ, MM. FLORIN, RIZET, FAVRE-DUCHARTRE, SAUVAGE, HENNING HORN AFRANTZIEN, QUEZEL, VATRICAN.

Enfin, nous n'oublions pas non plus M^{me} FORT, M^{lles} GADEL et GUÉRY, qui ont assuré avec beaucoup de dévouement et de compétence la dactylographie des épreuves successives.

PREMIÈRE PARTIE

LES MÉTHODES DE TRAVAIL

Indiquons d'abord les méthodes que nous avons utilisées dans notre étude.

1. — La morphologie comparée.

La morphologie comparée, portant aussi bien sur les végétaux vivants que sur les végétaux fossiles, permet de résoudre beaucoup de problèmes.

Nous avons utilisé largement cette méthode de travail dont DARWIN, dans son œuvre maitresse : *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*, a souligné l'importance : « ... Les membres de la même classe, indépendamment de leurs habitudes d'existence, se ressemblent par le plan général de leur organisation. Cette ressemblance est souvent exprimée par le terme d'unité de type, c'est-à-dire que, chez les différentes espèces de la même classe, les diverses parties et les divers organes sont homologues. L'ensemble de ces questions prend le nom général de morphologie et constitue une des parties les plus intéressantes de l'histoire naturelle, dont elle peut être considérée comme l'âme. »

2. — L'anatomie.

Nous utiliserons aussi l'anatomie qui a été et est encore en honneur chez beaucoup d'auteurs. V. PURI a publié récemment encore une importante contribution montrant le rôle de l'anatomie florale dans la solution des problèmes morphologiques. Encore savons-nous qu'il faut être très circonspect pour utiliser ses données, comme l'a montré déjà VELENOWSKY. Ainsi, il existe certains organes qui, parce que dépourvus de vascularisation, ont été considérés pendant très longtemps comme des néoformations. Pour ne donner que des exemples récents, nous citerons certains nectaires floraux, ceux des Crucifères, par exemple. On sait maintenant que ces organes sont des axes avortés (MOTTE) (fig. 1) ; or, du fait de leur non-vascularisation, ils ont été com-



Fig. 1. — Nectaire de la fleur des Crucifères transformé en petit bourgeon feuillé. (D'après MOTTE.)

plètement laissés de côté dans les études anatomiques récentes (GAZET DU CHATELIER). Chez les Sterculiacées, ce dernier auteur a montré que certains organes floraux, quoique non vascularisés, sont des staminodes (Lasiopétalées).

3. — L'ontogénie.

Nous utiliserons aussi l'ontogénie, sans oublier que ses données ne peuvent pas, elles non plus, rendre compte de tout. L'étude que nous avons faite des pièces de l'inflorescence d'*Aphyllanthes monspeliensis* (voir p. 76) est démonstrative à cet égard.

Les nectaires de la fleur des Crucifères qui ont la valeur d'axes sont, d'après l'ontogénie, de simples effigurations. Voici la conclusion à laquelle PAYER a été conduit en se servant uniquement des données de cette discipline :

« Quant aux glandes qu'on observe au pied des étamines d'un grand nombre de Crucifères, ce ne sont point des organes avortés; elles n'apparaissent que très longtemps après le pistil et ne sont autre chose, comme le croyait ADANSON, que des portions du réceptacle qui se sont gonflées et tuméfiées, soit au-dessus, soit au-dessous de l'insertion des étamines. »

4. — La morphologie expérimentale et la tératologie.

On pourra regretter l'absence d'expérimentation dans notre travail. Nous ne sous-estimons pas la valeur de cette critique. Jusqu'à présent, nous étions mal équipé et mal préparé pour entreprendre de telles recherches. Maintenant, mieux armé, grâce à nos premières observations, nous pourrions sans doute aborder avec profit la morphologie expérimentale. D'ailleurs, l'étude des faits, telle que nous l'avons conduite, nous a amené à constater l'influence des facteurs externes sur la morphologie. Les cas tératologiques sont, en effet, des expériences faites par la nature. A.-P. DE CANDOLE constatait que l'on appelle monstruosité « tout ce qui sort de l'état habituel des êtres. Sur ce nombre, il en est qui sont des retours de la nature vers l'ordre symétrique. Ainsi, (...) si les six ovules du Marronnier, ou du Chêne, venaient pour une cause accidentelle à être fécondés au même instant, nous pourrions trouver, un jour, des marrons ou des glands à six graines. Nous dirions que c'est monstruosité, tandis que c'est le marron, ou le gland monosperme, qui en est une. C'est par l'observation de certaines monstruosité qu'on est parvenu à démêler la vraie nature de certains organes avortés (étamine d'*Antirrhinum linaria*, cornet des Ancolies et des Renoncules, avec étamines à moitié transformées en cornet, Orchidées, Anémones, aigrette des Composées, etc.). »

VAN TIEGHEM écrivait après lui : « L'étude des monstruosité de la fleur est particulièrement instructive quand la métamorphose des organes,

c'est-à-dire leur retour à l'état primitif, s'étend jusqu'aux ovules et aux placentas, dont elle éclaire l'origine et manifeste la vraie nature. »

Plus récemment, PLANTEFOL pense que, « dans la fleur comme sur la tige, les agencements normaux, équilibrés, des pièces florales ne sont pas vraiment révélateurs des liens qui existent entre ces pièces... Ce sont, dit-il, les cas tératologiques, c'est-à-dire normaux à un facteur près, parfois à plus d'un facteur, et moins utilisables alors, qui sont le mieux révélateurs de l'organisation florale. »

Les résultats acquis récemment en morphologie expérimentale par GAVAUDAN et M^{lle} DEBRAUX, reposant sur les cultures d'organes en milieu aseptique, ceux de certains chercheurs soviétiques s'appuyant plus spécialement sur les modifications obtenues en faisant varier l'éclairement à certains stades de la jeune plantule, ceux de P. CHOUARD, portant plus spécialement sur la néoténie expérimentale, indiquent une voie de recherches fort intéressante.

Mais, soulignons-le, la tératologie, à elle seule, est également insuffisante pour l'explication des formes végétales ; les conclusions auxquelles nous aboutirons pour les Primulacées sont un exemple des précautions à prendre pour l'interprétation des cas anormaux.

5. — L'étude des méristèmes apicaux.

En ce qui concerne les méristèmes apicaux, leur étude est encore assez fragmentaire. Dans la discussion, nous serons amené à parler des travaux s'appuyant sur eux pour expliquer la fleur.

* * *

Ainsi, pensons-nous, il est très rare qu'une seule discipline puisse donner l'explication complète des structures florales que l'on étudie. Il ne faut pas oublier que la fleur est vivante, qu'elle a une hérédité et peut avoir retenu des caractères ancestraux à divers échelons de sa phylogénèse. Aussi est-il nécessaire de faire intervenir, dans des recherches de cet ordre, le plus de disciplines possible, comme dans les études de systématique.

DEUXIÈME PARTIE

LES TECHNIQUES

Pour notre étude, nous avons employé des techniques très simples. L'examen direct des échantillons s'imposait dans beaucoup de cas, les organisations les plus complexes étant disséquées sous la loupe binoculaire ou sous le microscope. La course des faisceaux a pu être suivie, le plus souvent, soit après éclaircissement par le chloral-lacto-phénol, soit par la technique de GAZET DU CHATELIER (décoloration à l'eau de Javel, déshydratation, éclaircissement au toluène, coloration par un mélange d'alcool à 98° saturé de fuchsine acide, de vert d'iode et de toluène, lavage à l'alcool absolu, éclaircissement au toluène).

Le contrôle des observations les plus délicates était fait par des coupes en série, après inclusion dans la paraffine. Le solvant de la paraffine qui nous a donné les meilleurs résultats est le chloroforme.

Les objets inclus étaient le plus souvent fixés soit dans de l'eau formolée à 4-5 p. 100, soit dans un mélange d'alcool à 80° et de glycérine, soit dans du liquide de Bouin. Une double coloration (carmin acétique, carmin-vert de Mirande) sur lame facilitait l'étude anatomique des coupes. Cette technique réduit au maximum les difficultés occasionnées par la présence du contenu cellulaire.

La destruction de ce dernier, avant l'inclusion, par l'eau de Javel n'est pas à recommander, à cause de la fragilité des fleurs. L'usage d'alcool chloré a donné de meilleurs résultats. L'objet est mis dans un flacon clos, contenant de l'alcool à 80° et dans lequel on fait arriver du chlore fourni par l'attaque de chlorate de potasse par de l'acide chlorhydrique.

Les mêmes techniques ont été utilisées pour le matériel d'herbier, après avoir ramolli celui-ci, à l'ébullition, dans de l'eau additionnée d'un peu de potasse.

TROISIÈME PARTIE

APERÇU DES DIVERSES THÉORIES SUR LA FLEUR

1. — La théorie de la métamorphose.

Avant d'aborder l'exposé de quelques-unes de nos observations, il nous a paru bon de signaler rapidement les principales théories sur la fleur, entre lesquelles se partagent les opinions des botanistes.

Déjà au XVIII^e siècle, M. G. F. WOLFF formulait la doctrine qui devait par la suite servir de base de discussion à tous ceux que préoccupe la nature de la fleur. Cet auteur établit que les organes divers portés par l'axe des plantes sont de nature identique, si variée que soit leur forme. Aussi les organes floraux sont-ils, d'après lui, des feuilles plus ou moins modifiées.

C'est cette théorie que l'on attribue généralement à GÆTHER, qui ignorait, il est vrai, les écrits de son prédécesseur, lorsqu'il publia, en 1790, son *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Il y décrit plusieurs sortes de métamorphoses, une métamorphose *ascendante*, une métamorphose *descendante*, une métamorphose *irrégulière*. La théorie de GÆTHER a eu un immense succès et a inspiré presque tous les travaux qui ont été publiés après lui. Elle est devenue rapidement classique. A.-P. DE GANDOLLE pouvait dire de lui qu'il « a deviné l'organisation végétale », et il abondait dans son sens en déclarant que la fleur est constituée par « l'assemblage de plusieurs verticilles de feuilles, diversement transformées, et situées en forme de bourgeons à l'extrémité d'un rameau ». C'est ce savant qui a émis l'idée de l'origine staminale de la corolle. « Dans tous les végétaux connus, dit-il, ces deux organes ont la même origine, et je conclus, par une analogie très puissante, que les pétales des plantes ne sont, en thèse générale, que des filets d'étamines ou développés par suite de l'avortement de l'anthere, ou dont l'anthere a avorté par suite du développement du « filet ». Le carpelle, lui, « est une petite feuille courbée ou pliée en dedans, sur elle-même. » Cette interprétation est assortie d'un raisonnement suggérant l'homologie de certains carpelles à une feuille peltée. Cette idée fut soutenue, plus tard, par CELAKOSKY et, plus récemment, par TROLL.

2. — Les incidences des théories du cauloloïde et du télome.

La théorie de la métamorphose devait, évidemment, subir les contre-coups de l'étude portant sur la nature de la feuille.

Nehemiah GREW, dès 1672, homologuait la feuille à un ensemble ramifié, *a company of ramulets*. On trouve également cette idée, plus ou moins clairement exprimée, chez d'autres auteurs, plus particulièrement chez A.-P. DE CANDOLLE.

Cette intuition fut confirmée beaucoup plus tard par la découverte des Psilophytales. Comme on le sait, les *Rhynia*, par exemple, sont formés par un enchaînement d'éléments ramifiés par dichotomie. Ceux-ci ont une structure anatomique qui est celle d'une tige : LIGNIER leur a donné le nom de « cauloloïdes », terme synonyme de « télome » (ZIMMERMANN). Au cours de la phylogénèse, ces cauloloïdes ou télomes se sont groupés et modifiés pour constituer les divers organes de la plante supérieure (tige, racine, feuilles), dont ils seraient les unités élémentaires.

Ce sont des appréciations appuyées sur l'étude des plantes fossiles qui ont conduit certains auteurs à reconsidérer le problème de la valeur des pièces florales. *It is becoming widely recognized that the generally held concept of the essential organs of the flower as modified foliar appendages rest upon a most insecure foundation*, écrit Carl L. WILSON en 1942.

3. — La fleur, organisation morphologique complexe.

WILSON, s'appuyant sur la théorie du télome, présente sa conception sur l'origine de l'étamine : *This viewpoint considers that the anther is a synangium of four sporangia, and that this synangium, together with the filament and connective has arisen from a dichotomous branch system with terminal sporangia, following such processes as fusion and reduction of the fertile telomes (sporangia and their stalks) and other parts of such a system*. Indépendamment de cet auteur, la même année, P. BERTRAND et M.-Ch. DEHAY arrivaient, en ce qui concerne l'explication phylogénétique de l'étamine, à une solution comparable. Vers la même époque, L. EMBERGER arrive à la conclusion « que la fleur, même la plus réduite, est un buisson d'axes ou de ramifications contractées ou foliarisées, insérées sur un axe principal plus ou moins court. La fleur, même la plus simple, n'est pas une unité morphologique ; elle est seulement une unité physiologique et biologique. L'unité morphologique est le sporange, c'est-à-dire la loge pollinifère ou le nucelle. La définition morphologique classique de la fleur n'est donc pas exacte ; la fleur la plus simple, du point de vue morphologique, est une sorte d'inflorescence ». S'opposant au concept un peu simpliste de la théorie classique, l'idée de la complexité de la « fleur » avait été déjà pressentie par des auteurs anciens, mais ce n'est que depuis les travaux de L. EMBERGER que ces vues nouvelles ont vraiment pris corps.

C'est ainsi que SCHLEIDEN, en 1837, émit l'opinion que le gynécée est composé de carpelles homologues de feuilles et de placentas d'origine caulinaire. Plus tard, PAYER, se basant sur des observations ontogénétiques, précise que, dans l'ovaire supère, « le carpelle de DE CANDOLLE est formé par une partie appendiculaire, la feuille carpellaire, insérée par sa base sur les deux branches d'un axe bifurqué qui porte les ovules », et que « l'ovaire infère se compose toujours d'une partie inférieure axile qui est creusée d'un plus ou moins grand nombre de trous et d'une partie appendiculaire qui le recouvre ».

COULTER et CHAMBERLAIN vont même plus loin : ils pensent que les carpelles, bien qu'ayant sans doute leur origine dans les mêmes organes ancestraux que la feuille, sont, du fait de l'évolution, devenus des unités morphologiques, sans relation avec les feuilles.

NEUMAYER, dépassant le cadre des carpelles, et prenant pour « Urtypus » de tous les Anthophytes les rameaux courts de *Ginkyo*, pense prouver que les rameaux sexuels proprement dits sont soit les étamines (androkladien), soit les ovules (gynokladien) ; les bractées de ces rameaux (andro- ou gynophytes) seraient soit des pièces du périanthe s'il s'agit des étamines, soit des parties, au moins, de la paroi du gynécée, s'il s'agit des ovules. Des néoformations viennent compliquer les ensembles « rameaux secondaires et leurs bractées axillantes ».

4. — Stachyosporie et phyllosporie.

Reprenant et élargissant les idées de L. EMBERGER sur l'importance des modes d'insertion des ovules, A.-J. LAM a introduit récemment une terminologie nouvelle avec les notions de « stachyosporie et phyllosporie ».

La stachyosporie est, dit-il, *the condition in plants, in which the sporangia, whether iso or micro and megasporangia, are essentially terminal on entirely (or prevaillingly) fertile telomes*. Quant à la *phyllospory*, elle est *the condition in which sporangia are essentially « drowned » in an excess of sterile telome, i. e. or a leaf (eu-sporophyll)*.

L'auteur souligne, par ailleurs, que « nous ne devons jamais oublier que les télomes fertiles et les télomes stériles, les éléments primaires des Cormophytes, restent toujours homologues et qu'ils sont, par conséquent, toujours interchangeables... ». « Cette reconnaissance, ajoute A.-J. LAM, nous aidera à interpréter plusieurs tératologies autrefois incompréhensibles. Ainsi, par exemple, des axes secondaires chez les étamines semblent se trouver seulement chez les Phyllosporées (exemple *Nymphaea*) ; chez les Stachyosporées, par exemple *Dianthus*, les étamines ne produisent pas de bourgeons axillaires, mais elles peuvent être remplacées par des structures axiales. »

5. — *Euanthium* et *pseudanthium*.

Ces brèves considérations sur les théories de LAM nous amènent à rappeler la notion d'euanthium et pseudanthium. L'origine en est ancienne. THÉOPHRASTE appelle Anthos (ἄνθος) aussi bien la Rose et le Narcisse que l'ensemble inflorescentiel du Sureau (*Sambucus*), tout en reconnaissant la nature composite de ce dernier.

MALPIGHI appelle « fleur » le spadice d'*Arum*, mais il distingue les fleurs femelles comme *flosculi*. Il en est de même pour GREW en ce qui concerne le capitule des Composées. DELPINO et WETTSTEIN utilisent le terme de *pseudanthium*. TROLL, lui, distingue plusieurs types floraux : l'euanthium, le pseudanthium et le pseudo-cephalanthium, manifestations diverses d'un seul type abstrait (*Gestaltypus*).

Voici maintenant ce qu'en dit LAM :

« Depuis longtemps, on connaît, parmi les Angiospermes, deux types de fleurs incompatibles qui ont résisté à tout effort de les interpréter comme homologues : le strobile, ou brachyblaste spécialisé à la reproduction, ou *euanthium* (1), dont tous les organes latéraux se laissent homologuer avec des feuilles, selon l'opinion classique, et la structure complexe de feuilles et de tiges ou *pseudanthium* (1), souvent, mais improprement indiqués comme inflorescence. »

Dans cet ordre d'idées, SATINA et BLAKESLEE ont apporté des observations très intéressantes. Grâce au matériel de choix que constituent des chimères périclinales de *Datura*, ces auteurs ont pu très exactement délimiter les *germs layers* (assises histogènes) qui entrent dans la composition des apex végétatifs et floraux. Ainsi ils ont établi qu'il n'existe pas de différence essentielle entre les deux. Ils ont pu, en outre, constater que, chez *Datura*, l'initiation des sépales et pétales est très comparable à celle des feuilles. Il n'en est pas de même, en particulier, de l'étamine, qui, elle, naît à la manière d'un axe.

Ces premières considérations sommaires montrent que les auteurs précités ont apporté des aménagements aux idées défendues par GÆTHER. Elles montrent aussi, nous semble-t-il, l'évolution de nos connaissances en matière de morphologie florale ; celle-ci a été fortement influencée par l'étude des végétaux fossiles ; des travaux récents, plus particulièrement ceux de L. EMBERGER, en ont montré toute l'importance.

Il est à remarquer, néanmoins, que les travaux que nous venons d'analyser très rapidement apportent d'importants correctifs à la « théorie de la métamorphose », sans nier la valeur profonde de ces idées. Comme l'a dit P. BERTRAND : « La solution proposée par GÆTHER dans son essai de 1799 s'est révélée d'une solidité exceptionnelle, et il a fallu attendre les années 1930 et suivantes pour qu'elle fût sérieusement contestée. »

(1) C'est nous qui soulignons.

6. — De nouvelles unités morphologiques pour expliquer la fleur.

En effet, J. MAC L. THOMPSON, vers cette date, commença à introduire l'idée, basée sur l'ontogénie, que les éléments constituant la fleur n'ont rien à voir avec l'appareil foliaire. Ce sont des « émergences » dont l'assimilation avec des feuilles est impossible. Tous les primordiums des pièces de la fleur sont homologues; seules, président à leur différenciation les conditions physiologiques qui règnent dans le réceptacle floral au moment où elles se développent.

Pour le paléontologiste H. THOMAS, la théorie de la métamorphose, qui prétend reconstruire la fleur avec les organes végétatifs de la plante actuelle, n'est pas valable. La fleur est, d'après lui, constituée d'unités morphologiques propres, dont la découverte ne peut être faite que dans les végétaux fossiles.

7. — La fleur, appareil sporogène autonome. Les travaux de Grégoire.

Mais ce sont surtout les travaux de GRÉGOIRE qui ont retenu l'attention de ceux qu'intéresse cet aspect de la morphologie de la fleur. Avant d'exposer les idées générales qu'a défendues cet auteur, nous voulons au préalable faire part des appréciations d'un de ses élèves, P. MARTENS, qui « a vu naître, se développer et se modifier peu à peu les idées de GRÉGOIRE sur les organes floraux ».

« Pour juger l'œuvre embryologique de GRÉGOIRE, il faut d'abord tenir compte de son caractère largement inachevé. Le seul mémoire dans lequel il a apporté un commencement de démonstration lui a été littéralement arraché des mains par la mort, à l'état de manuscrit incomplètement mis au point. Il n'était que le premier d'une série, et, tel que nous connaissons l'auteur, on peut être assuré que conceptions et conclusions auraient encore profondément évolué.

» En outre, c'est une œuvre de réaction. Et j'entends, par ce terme équivoque, qu'elle réagissait contre une doctrine classique. Et ceci encore explique la vigueur du coup de barre donné. »

Ces précisions données, voyons quelle est l'idée directrice de la théorie de GRÉGOIRE. Le point de départ en est l'étude cytologique comparée de la structure et du fonctionnement des méristèmes (fig. 2). L'auteur s'aperçut

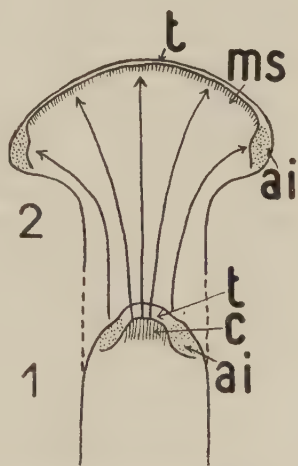


Fig. 2. — Schéma montrant le passage du point végétatif (en 1) au sommet floral (en 2).

t, tunica; *ms*, méristème superficiel; *ai*, anneau initial; *c*, corpus. (D'après PLANTEFOL.)

que l'apex végétatif, qui possède deux méristèmes, la *tunica* (*t*) et le *corpus* (*c*), diffère de l'apex floral qui n'en a qu'un, appelé *méristème superficiel* (*m. s*), le reste étant occupé par un parenchyme. Le développement des pièces foliaires et florales est, de ce fait, différent. Donc, il n'y a pas d'homologie entre elles. Et GRÉGOIRE conclut que « l'appareil végétatif et la fleur sont deux domaines morphologiques différents, sans aucune communauté entre eux, ni dans l'origine, soit ontogénétique, soit phylogénétique, ni dans le développement, ni dans le type de construction ».

Le mérite de l'œuvre de GRÉGOIRE a été d'attirer l'attention sur l'intérêt de l'étude des méristèmes apicaux. L'opposition structurale entre méristèmes floraux et végétatifs a été soulignée par de nombreux auteurs (BROOKS, SATINA et BLAKESLEE, MAJUMDAR, PHILIPSON, KASAPLIGIL, PLANTEFOL, BUVAT, etc.).

8. — Les continuateurs de l'œuvre de Grégoire.

Parmices travaux, nous retiendrons ceux de L. PLANTEFOL, de R. BUVAT et de leurs élèves.

Sous le titre de *Fondements d'une théorie florale nouvelle. L'ontogénie de la fleur*, L. PLANTEFOL a apporté, en 1948, une importante contribution à la défense des idées de GRÉGOIRE : « Les arguments sur lesquels la théorie classique avait appuyé une interprétation qui demeurerait hypothétique sont caducs : ressemblance morphologique, vascularisation, formes tératologiques. Aucun n'avait une valeur démonstrative suffisante. Chacun n'apportait que des probabilités. »

Le point de départ de la démonstration, pense cet auteur, est l'étude de la phyllotaxie de la portion végétative, dans laquelle, élargissant les vues d'EICHLER et de CUÉNOD, il réussit à déterminer la présence d'hélices foliaires multiples élaborées par autant de centres générateurs de l'apex végétatif. Ceci établi, ne retrouvant pas dans les fleurs l'indication de la réalité de ces hélices foliaires, L. PLANTEFOL est arrivé à adopter des vues semblables à celles de GRÉGOIRE.

Il en est de même dans les derniers travaux de BUVAT (et autres), celui-ci s'appuyant sur l'étude de méristèmes apicaux de quelques Dicotylédones et Monocotylédones qui produisent des fleurs ou des inflorescences terminales.

« Presque toute la tige, appareil conducteur compris, est d'origine tunicale ; presque tout le pédoncule (floral ou d'inflorescence), appareil conducteur compris, provient du corpus », constate-t-il.

Et, comme « il n'y a aucune communauté ontogénique entre la tige et le pédoncule floral ou d'inflorescence, ce sont des organes *sui generis* ». Ainsi R. BUVAT ajoute-t-il, à la théorie de PLANTEFOL sur la fleur, une interprétation nouvelle de l'inflorescence qu'il ne différencie pas de la fleur proprement dite. En effet, écrit-il : « La transformation du point végétatif, lorsque vont apparaître des appareils reproducteurs terminaux, est sem-

blable, qu'il s'agisse d'une future fleur solitaire ou d'une inflorescence.

» L'édification d'un méristème sporogène, uniforme, recouvrant un réceptacle, est histologiquement toujours la même. Ce méristème peut, ensuite, se diviser en plusieurs méristèmes floraux, de même constitution que lui, avec ou sans bractées axillantes, ou bien donner directement les pièces d'une seule fleur.

» Ainsi, l'étude histologique n'apporte aucun caractère, aucun critère fondamental qui permette une définition différentielle de la fleur ou de l'inflorescence : elle n'ajoute rien aux arguments morphologiques » ; et, d'ailleurs, il précise : « L'histologie conduirait plutôt à supprimer ces deux termes ou à n'en garder qu'un. »

QUATRIÈME PARTIE

RECHERCHES PERSONNELLES

CHAPITRE PREMIER

I. — REMARQUES SUR L'APPAREIL REPRODUCTEUR DE CERTAINES PRÉPHANÉROGAMES ET GYMNOSPERMES

Les Préphanérogames et les Gymnospermes fournissent un précieux matériel pour l'étude des structures florales. Ces végétaux peuplaient le monde bien avant les Angiospermes. En effet, les Préphanérogames sont connues avec certitude depuis le Dévonien moyen; les Gymnospermes, avec certitude depuis le Carbonifère supérieur (*Lebachia*), alors que l'apparition des premières Angiospermes a eu lieu seulement au Jurassique.

Il est assez généralement admis que certaines formes florales actuelles ont commencé à se différencier dans ces groupes végétaux. Malheureusement, peu d'espèces en ont subsisté jusqu'à nos jours, et les restes fossiles sont relativement rares.

Nous allons essayer d'apporter ici notre contribution aux problèmes de l'origine et de la valeur des cônes mâles et femelles de certaines Préphanérogames et Gymnospermes, et, au passage, souligner certains aspects utiles pour la compréhension de la fleur des Angiospermes.

1. — Le rameau court mâle de *Ginkgo biloba* et de quelques Conifères.

Étudions d'abord la structure de l'appareil mâle de *Ginkgo biloba* L.

Sur un rameau court, à l'aisselle des feuilles vertes (fig. 3, *br*) ou plus ou moins en écaille, se développent des chatons mâles longs de 2 à 4 cm. Leur valeur morphologique n'est pas contestée : ce sont des axes qui portent des étamines disposées comme les feuilles le sont sur l'axe. Ces étamines sont des microsporophylles portant en général 2 microsporangies. Mais le nombre de ces derniers peut être plus élevé, jusqu'à 4-5. L'axe du chaton porte 2 préfeuilles qui sont, dans les cas normaux, transformées en étamines (fig. 3, α , β), comme l'a indiqué CELAKOWSKY. Nous avons vérifié ces observations. Parfois on peut observer que certaines sporophylles peuvent être stériles (fig. 3, *st*) (VELENOVSKY).

Notons que certaines Ginkyoales fossiles avaient des étamines multi-sporangées (jusqu'à 7 microsporangés). On constate donc ici, comme d'habitude, une réduction du nombre des sporanges, ce qui est fréquent au cours de la phylogénèse. L'anatomie confirme ces faits : elle est axiale dans le pédoncule du « chaton », foliaire dans les pédoncules staminaux.

L'ensemble est un axe à accroissement limité, portant des feuilles jouant un rôle dans les fonctions reproductrices. Le chaton mâle de *Ginkyo* est donc une fleur mâle au sens classique du terme. Elle est nue, mais, lorsqu'il y a des feuilles stériles à la base, celles-ci peuvent être comparées avec un périanthe. Ces fleurs sont groupées par plusieurs sur les rameaux courts ; elles constituent donc des petites grappes indéfinies. La différence avec une inflorescence en grappe classique est que le rameau court mâle de *Ginkyo* est terminé par un bourgeon végétatif. Celui-ci peut prendre un grand développement après la floraison.

Il se développe rarement au moment de la floraison ; nous en avons cependant observé un cas. Nous verrons plus loin l'intérêt qu'il y a à noter le groupement de ces fleurs. Signalons aussi le fait que les feuilles

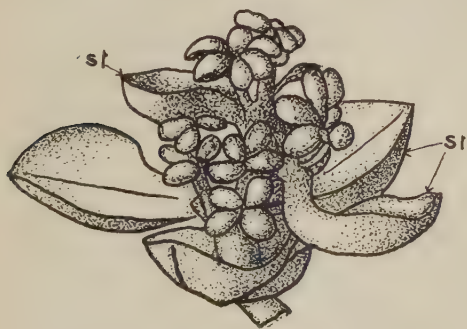


Fig. 4. — Un cône mâle de *Nothotaxus chienei*. On remarquera la présence de feuilles stériles (st) mêlées aux étamines peltées. (D'après FLORIN.)

végétatives à l'aisselle desquelles se développent les chatons peuvent, elles aussi, devenir fertiles, portant exceptionnellement des microsporangés, comme l'ont signalé FUJII et SPRECHER.

Il est intéressant de comparer, ainsi que l'a fait L. EMBERGER, la structure du chaton-fleur mâle de *Ginkyo* avec l'épillet mâle de *Cordaite* (*Cordiaanthus*). Ce dernier comprend des étamines disséminées sur l'axe, entre des feuilles stériles, ou groupées au sommet de celui-ci ; elles sont constituées par un filet terminé par 3-6 sacs polliniques. La structure de ces étamines a été diversement interprétée. SOLMS-LAUBACH considère que chaque étamine doit être considérée comme une fleur mâle. Les sacs polliniques seraient des étamines réduites à une anthère sessile sur un axe. C'est une opinion analogue que défend RENAULT. Mais SCHOUTE, puis FLORIN, ont pu établir que, du point de vue phyllotaxique, les étamines occupent exacte-

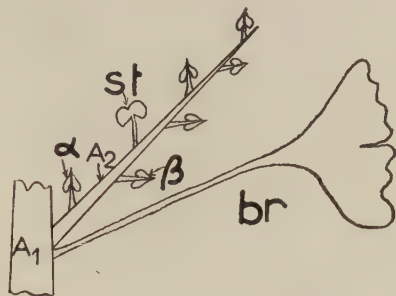


Fig. 3. — Schéma d'une partie de rameau court mâle de *Ginkyo biloba*.

A₁, axe du rameau court ; A₂, axe du chaton mâle ; α , β , préfeuilles de A₂ ; st, feuille stérile. (D'après les données de VELENOVSKY.)

ment la place de feuilles stériles. Les étamines ont donc une valeur foliaire.

Cette observation est très intéressante, car l'épillet mâle de Cordaite est, ainsi, directement homologable avec le chaton mâle de *Ginkyo*, sur l'axe duquel, exceptionnellement, on trouve des feuilles stériles dispersées parmi les étamines, ainsi que l'a signalé VELENOWSKY. L'intérêt de ces observations est encore accru à la suite de l'étude que FLORIN a faite de *Nothotaxus Chienei* Florin. Chez cette Gymnosperme (fig. 4), en effet, les

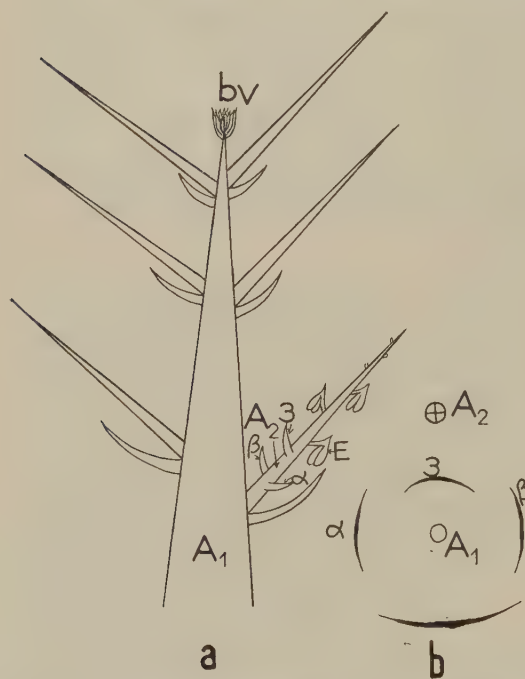


Fig. 5. — *Cunninghamia sinensis* : une inflorescence mâle ; en b, diagramme montrant la position des premières feuilles (α , β , 3) stériles d'un cône.

A_1 , axe principal de l'inflorescence ; A_2 , axe de cône mâle ; bv , bourgeon végétatif terminant A_1 .

structure que l'on rencontre *normalement* dans l'organisation mâle des Cordaites, *exceptionnellement* chez *Ginkyo biloba*, est conservée dans le cône mâle d'une espèce vivante, *Nothotaxus Chienei*. Elle est une fleur au sens classique.

Un groupement des fleurs mâles, identique à celui de *Ginkyo*, existe encore chez d'autres Gymnospermes. Ainsi, chez *Cunninghamia sinensis* R. Br. (fig. 5), on trouve de petites grappes de cônes mâles ; ici, l'axe principal (A_1), comme chez *Ginkyo*, est terminé par un petit bourgeon végétatif (bv) qui peut prendre un développement important après la floraison. Chaque rameau latéral mâle est un cône homologue du chaton mâle de *Ginkyo*, c'est-à-dire qu'il est une fleur. Celle-ci présente à sa base

cônes mâles sont formés d'étamines rayonnantes, peltées, comme celles que l'on rencontre, par exemple, chez des Ptéridospermées (*Sphenopteris zamoides* J. Bert), entremêlées de feuilles stériles (*st*). FLORIN a déjà noté la ressemblance de cette structure avec celle de l'épillet des Cordaites. Nous avons pu confirmer ces faits, grâce à l'obligeance de HENNING HORN AF RANTZIEN, du Muséum de Stockholm ; ils distinguent nettement les Taxacées (*Nothotaxus*) des Céphalotaxacées, où les bractées de l'appareil mâle axillent des axes secondaires, comme nous le verrons plus loin.

La structure du cône mâle de *Nothotaxus* est strictement homologue de celle des *Cordaitanthus*, comme l'a souligné FLORIN, et également de celle que l'on rencontre *exceptionnellement* chez les chatons mâles de *Ginkyo*. Ainsi une

3 pièces stériles qui sont les 2 préfeuilles et la feuille suivante, adossée à l'axe émetteur de la fleur (fig. 5 b). Les mêmes dispositions (fig. 43) se retrouvent chez *Cryptomeria japonica* (L.) Don., avec cette différence que les 3 feuilles de la base de la fleur, en général stériles, sont plus ou moins peltées, comme les étamines. Il arrive que seules les 2 préfeuilles soient stériles. Ainsi, chez ces deux espèces, comme parfois chez *Ginkyo*, nous constatons la présence d'un périanthe rudimentaire à la fleur mâle.

On pourra peut-être objecter que des préfeuilles ne peuvent être considérées comme étant un vrai périanthe, mais les faits décrits sont identiques à ceux que l'on connaît chez de nombreuses Angiospermes, et il n'y a aucune raison de ne pas en tirer la même conclusion.

2. — Le glomérule mâle de *Cephalotaxus*.

Le glomérule mâle de *Cephalotaxus* est entouré d'écailles plus ou moins scarieuses, homologues des feuilles végétatives. A partir d'une certaine hauteur, elles portent à leur aisselle des organes staminifères. Appelons A_1 l'axe principal du glomérule et A_2 l'axe de l'organe staminifère (fig. 6). Ce dernier est bien un axe, comme le prouve l'anatomie et sa position à l'aisselle d'une écaill-feuille (*br*). Il porte des sporophylles pourvues de 1-4 sacs polliniques. Les deux premières sont situées à droite et à gauche, c'est-à-dire dans la position des préfeuilles α et β normales chez les conifères (fig. 6 b), ce qui confirme la nature axiale de A_2 . L'ensemble de A_2 est donc l'homologue d'un cône mâle de *Cunninghamia* ou de *Cryptomeria*, avec la seule différence que les préfeuilles sont fertiles, alors que, dans ces deux genres, nous avons vu qu'elles sont stériles. Cet ensemble est aussi homologue du chaton mâle de *Ginkyo*, où les préfeuilles, comme l'a signalé VELENOSKY, sont souvent fertiles, ainsi que du cône mâle des Cordaites et des Gymnospermes, c'est-à-dire qu'il est une fleur au sens classique. Nous arrivons ainsi à une première conclusion : le glomérule mâle de *Cephalotaxus* est une inflorescence.

Mais l'organisation de cette inflorescence offre des particularités que

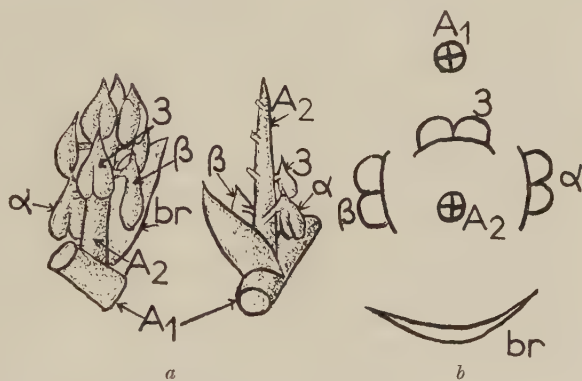


Fig. 6. — *Cephalotaxus* : un organe staminifère de la base du glomérule. — a, vue d'ensemble ; b, diagramme montrant la disposition des premières sporophylles (α , β , γ) de cet organe.

A_1 , axe principal du glomérule mâle ; *br*, feuille de A_1 , à l'aisselle de laquelle se développe un organe staminifère constitué d'un axe A_2 portant des sporophylles.

nous avons schématisées (fig. 7). En remontant le long de l'axe A_1 , on assiste d'abord à une réduction du nombre des étamines par fleur, en rapport avec la réduction de leur axe.

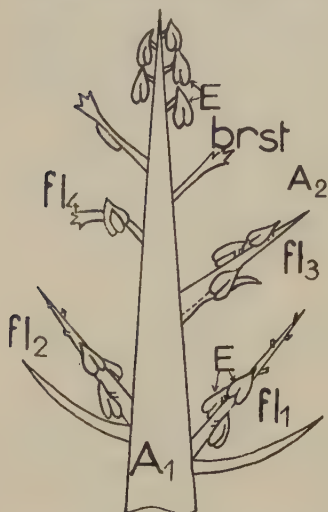


Fig. 7. — Organisation générale du glomérule mâle de *Cephalotaxus*.

A_1 , axe principal du glomérule ; $fl_1, fl_2, \dots$, cônes-fleurs ; $brst$, feuille stérile ; E , étamine.

A un niveau moyen de l'inflorescence (fig. 7, fl_3), les bractées ne sont plus libres, mais assez longuement soudées avec A_2 . On a l'impression que la bractée est déportée sur A_2 . Si on éclaire une préparation au chlorallactophénol, on voit très bien la concrescence de la bractée avec A_2 , sa très fine nervure étant indépendante et longeant l'axe avant d'aller se greffer sur la vascularisation de A_1 .

Dans les cas réductionnels extrêmes (fig. 7, fl_4 ; fig. 8), une seule étamine subsiste ; l'organisation est alors telle qu'il semble qu'on soit en présence d'une bractée à anthère épiphyllé ; mais il découle des observations exposées ci-dessus que cette bractée représente, en réalité, le produit de la concrescence d'un axe A_2 et d'une bractée (br), comme l'illustrent les schémas de la figure 8. En somme, les organes représentés dans cette

figure sont doubles et comparables aux sporophylles des Lycopodes, dont la nature double a été démontrée par L. EMBERGER.

Plus haut, au sommet de l'axe A_1 (fig. 7), les bractées peuvent porter un sac pollinique *hypophylle*, la fonction pollinique leur ayant été transférée. D'abord peu différentes des bractées ordinaires, elles se modifient progressivement, jusqu'à devenir des étamines identiques à celles de fleurs inférieures (fig. 9).

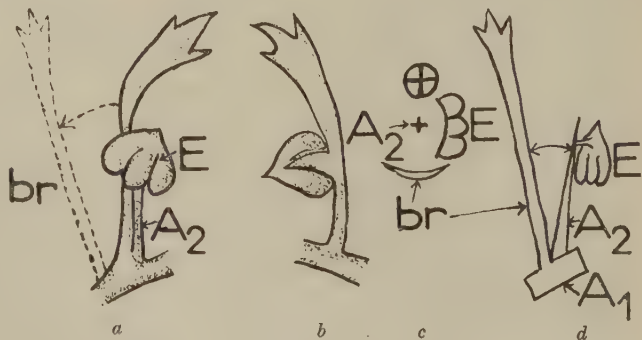


Fig. 8. — *Cephalotaxus* : à l'aisselle d'une feuille (br) de l'axe principal (A_1) du glomérule, il ne se développe qu'une seule étamine (E).

a , vue d'ensemble ; en pointillé, position de la bractée br si elle n'était pas devenue concrescente avec A_2 ; b , vue du côté opposé à a ; c , diagramme ; d , schématisation des faits (A_2 est, en réalité, très réduit).

Il faut distinguer nettement ces bractées fertiles à sporanges hypophylles des bractées à sporanges épiphyllés ; les dernières sont des organes

doubles, alors que les premières sont simples. Cette tendance des bractées à devenir fertiles se manifeste parfois déjà dans les bractées inférieures axillant une fleur.

Ainsi nous avons pu observer une de ces bractées portant 2 sacs polliniques et axillant une fleur à 2 ou 3 étamines (fig. 10).

On peut trouver aussi certaines bractées stériles (fig. 7, *brst*), sans fleur à leur aisselle et sans sacs polliniques. L'organisation du chaton mâle de *Cephalotaxus* (fig. 7) est, on le voit, très intéressante. C'est à la base une grappe de fleurs unisexuées mâles, chacune axillée par une bractée ; au sommet, les bractées supérieures, au lieu d'axiller des fleurs, sont transformées, par réduction et déplacement fonctionnel, en étamines et constituent une fleur terminale. Des états intermédiaires marquent la partie moyenne de A_1 .

Comparons maintenant l'organisation mâle que nous venons de décrire chez *Cephalotaxus* avec celle que nous avons étudiée plus haut chez *Ginkgo*, *Cunninghamia* et *Cryptomeria*. Nous avons vu chez ces trois plantes une organisation essentiellement identique. Dans tous les cas, nous trouvons des fleurs axillées par des

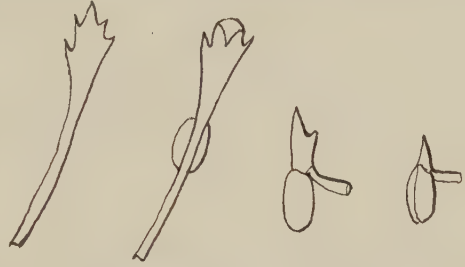


Fig. 9. — *Cephalotaxus* : passage de la bractée stérile à l'étamine typique (il s'agit de pièces portées par l'axe principal.)

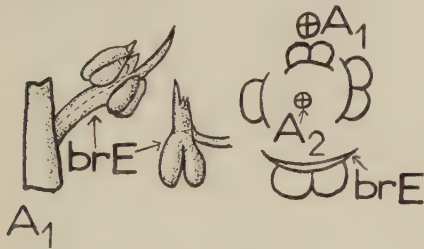


Fig. 10. — *Cephalotaxus* : une feuille de l'axe A_1 du glomérule mâle est devenue fertile (*brE*) et sert de bractée à un cône-fleur réduit, portant 3 étamines ; *brE* est longuement conorescente avec l'axe (A_2) du cône.

bractées, mais, tandis que toutes les fleurs portées par A_1 sont sensiblement identiques chez *Ginkgo*, *Cunninghamia*, *Cryptomeria*, elles deviennent de plus en plus réduites, de la base au sommet, chez *Cephalotaxus*. De plus, les bractées deviennent pollinifères chez *Cephalotaxus* et constituent une fleur terminale, homologue du bourgeon végétatif qui termine les axes A_1 chez *Ginkgo*, *Cunninghamia* et *Cryptomeria*.

Ginkgo, *Cryptomeria*, *Cunninghamia* et *Cephalotaxus* ne sont pas reliés

directement par la phylogenèse. Mais on peut néanmoins penser que, parmi les ancêtres des *Cephalotaxus*, se trouvaient des plantes présentant une organisation mâle comparable à celle que nous avons décrite chez *Ginkgo*, *Cunninghamia*, *Cryptomeria* et qui est celle des Cordaites. Ceci nous semble confirmé par le fait que, chez *Ginkgo*, on peut observer, dans des cas anormaux, une organisation en tous points comparable à celle de *Cephalotaxus*. FUJII et SPRECHER y ont vu que les feuilles végétatives situées vers le sommet du rameau court mâle peuvent devenir fertiles. Par conséquent,

chez *Ginkyo*, le transfert de la fonction reproductrice des feuilles de l'axe A_2 aux feuilles de l'axe A_1 est possible, mais y est exceptionnel, alors qu'il est la règle chez *Cephalotaxus*.

Signalons, pour être complet, ce que l'on peut observer tout à fait au sommet de l'axe A_1 et des fleurs (axes A_2) de la base de l'inflorescence de *Cephalotaxus*. Les étamines y sont insérées très densément, à telle enseigne que certaines d'entre elles fusionnent. On peut, par exemple, y voir (fig. 11) 3 étamines, dont 2 sont presque entièrement soudées. Seules,



Fig. 11. — Sommets de l'axe A_1 ou des axes A_2 du glomérule mâle de *Cephalotaxus*. On remarque la fusion plus ou moins prononcée des étamines les plus hautes aboutissant à la constitution d'ensembles peltés.

deux petites pointes vertes au sommet en trahissent l'origine double. Dans d'autres cas, le sommet est occupé par des organes peltés portant, en symétrie rayonnante, 4-6 microspores (fig. 11), suivant le nombre d'étamines (2 ou 3) qui entrent dans leur constitution. On peut supposer que, dans certains cas, à la suite d'une réduction du nombre d'étamines, les axes A_1 et A_2 ne pourraient porter que ces organes staminaux peltés. Comment arriver alors à les distinguer de véritables sporophylles peltées? Certes, chez

Equisetum, par exemple, il ne peut pas y avoir de doute ; il y a bien ici des sporophylles simples peltées. Mais en est-il de même pour toutes les étamines peltées? Certaines ne pourraient-elles pas être le résultat de la conecrescence de plusieurs sporophylles mâles, comme nous venons de le décrire chez *Cephalotaxus* ?

3. — L'inflorescence mâle de *Juniperus (Arceuthos) drupacea* Labill.

L'étude du « glomérule » mâle de *Cephalotaxus* va nous permettre d'expliquer certaines structures que nous avons observées dans les inflorescences mâles de *Juniperus (Arceuthos) drupacea*. Nous allons d'abord décrire le cas général.

A l'aisselle de certaines feuilles végétatives (fig. 12 a, br) se développe un axe A_2 . Celui-ci porte d'abord 2 petites préfeuilles vertes, pointues (pr). Au-dessus se trouve un verticille de 3 feuilles (f_1) plus larges, moins vertes et, plus haut, en alternance avec ces 3 feuilles, 3 autres (f_2) qui sont plus larges et longues que les précédentes. A l'aisselle de ces dernières se développent de petits cônes mâles (c), c'est-à-dire des fleurs mâles dont toutes les feuilles sont fertiles, chacune portant de 2 à 12 sacs polliniques (fig. 13).

Lorsqu'il y a un nombre assez important de sacs polliniques, ceux-ci sont disposés sur deux rangées (1).

Habituellement, il y a, au-dessus du deuxième verticille, et en alternance avec lui, 3 autres feuilles (f_3) présentant chacune un cône mâle à son aisselle. Les nombres de verticilles plus élevés (f_4 et f_5) sont plus rares; de même sont rares les cas où il n'y a qu'un seul cycle de feuilles présentant à leur aisselle des cônes mâles (fig. 12 b).

Les cônes situés au sommet de A_2 peuvent, exceptionnellement, être réduits. C'est ainsi que nous en avons trouvé qui étaient seulement constitués par 2 étamines (placées en α et β) portées par un axe très réduit (fig. 15, A_2).

Dans l'immense majorité des cas, l'axe A_2 cesse brusquement de s'allonger. Exceptionnellement, on remarque un prolongement par un petit organe plus ou moins feuillé (fig. 16, *fst*).

On peut penser qu'il est l'homologue du bourgeon végétatif (fig. 5, *bv*) que l'on trouve au sommet de l'inflorescence mâle de *Cryptomeria japonica* ou de *Cunninghamia sinensis*.

Mais nous avons trouvé un cas où il ne porte qu'une seule feuille (fig. 17, *E*) pourvue d'un sac pollinique (*sp*). C'est là un phénomène de transfert des fonctions reproductrices à une feuille de l'axe



Fig. 13. — Une étamine du cône de *Juniperus drupacea* montrant les deux rangées de sacs polliniques.

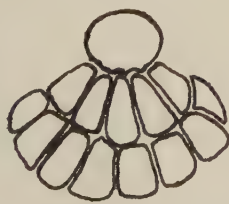


Fig. 14. — Coupe dans une étamine d'*Araucaria cunninghami*. (D'après CHAMBERLAIN.)

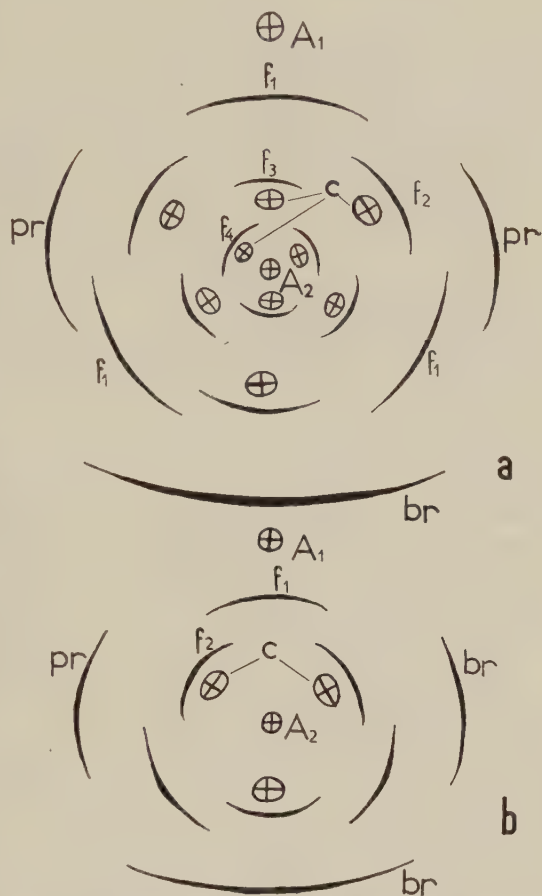


Fig. 12. — Diagrammes du glomérule mâle de *Juniperus drupacea*. Ceux-ci présentent un nombre plus ou moins élevé de cônes (*c*) développés à l'aisselle de feuilles bractéiformes ($f_1, f_2, \dots$).

A_2 , axe principal du glomérule muni de 2 préfeuilles, *pr*.

(1) Une telle disposition rappelle celle que l'on rencontre chez *Araucaria* (fig. 14).

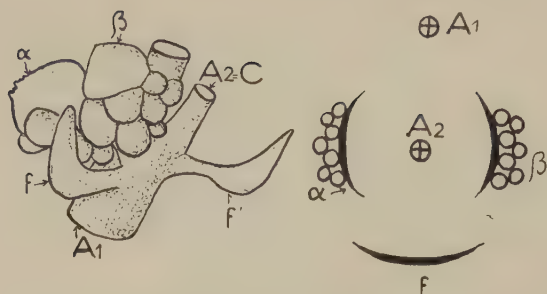


Fig. 15. — Glomérule mâle de *Juniperus drupacea* : un axe A_2 développé à l'aisselle d'une bractée (f) et portant seulement deux feuilles fertiles (α et β). Une autre feuille (f') de A_1 sert de bractée à l'axe A_2 d'un cône normal (c).

longement portait à la base, à l'aisselle d'une bractée (br) pollinifère et longuement conrescente avec elle, un axe A_2 ayant une feuille fertile placée obliquement ; A_1 se terminait par une feuille fertile (E_1) et deux feuilles stériles (fst). On comparera les figures 19 et 7.

Dans d'autres cas (fig. 20), enfin, le prolongement de A_1 était plus important et portait, à la base, comme précédemment, un complexe formé par une feuille pollinifère (fig. 20 b et c , br) et un axe A_2 muni d'une seule feuille (fig. 20 a , b et c , α) fertile. Mais, en outre, au-dessus de cet ensemble, se

principal, phénomène que nous avons déjà décrit chez *Cephalotaxus*. Nous avons d'ailleurs retrouvé chez *Juniperus drupacea* des structures identiques à celles observées chez *Cephalotaxus* (fig. 7).

La figure 18 représente un cas dans lequel il y a une feuille fertile (E) et, au-dessus, plusieurs feuilles stériles (fst). Dans un autre cas (fig. 19 a et b), le pro-

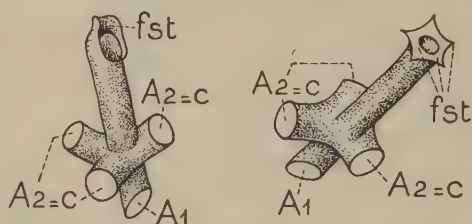


Fig. 16. — Diverses structures rencontrées au sommet de l'axe A_1 de glomérules mâles de *Juniperus drupacea*. A_1 se prolonge au-dessus des pédicelles des cônes supérieurs ($A_2 = c$) et porte de petites feuilles stériles (fst).

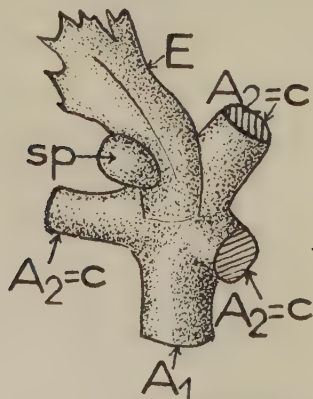


Fig. 17. — Apex d'un glomérule mâle de *Juniperus drupacea* portant une feuille fertile (E) sur A_1 légèrement prolongé au-dessus des pédicelles des cônes supérieurs ($A_2 = c$). sp , sac pollinique.



Fig. 18. — Apex d'un glomérule mâle de *Juniperus drupacea* portant sur A_1 , au-dessus des pédicelles des cônes supérieurs ($A_2 = c$), une feuille fertile (E) et plusieurs feuilles stériles (fst).

Fig. 19. — Structure peu fréquente de l'apex du glomérule mâle de *Juniperus drupacea*.

L'axe A_1 se prolonge au-dessus du verticille supérieur habituel de 3 cônes ($A_2 = c$) et porte une bractée (br) fertile, à l'aisselle de laquelle se développe un axe A_2 , cône très réduit présentant une seule feuille fertile (E) ; plus haut, toujours sur A_1 , on trouve une feuille fertile (E_1) et deux feuilles stériles (fst). En b , représentation schématique ; sp_1 , sp_2 , sacs polliniques.

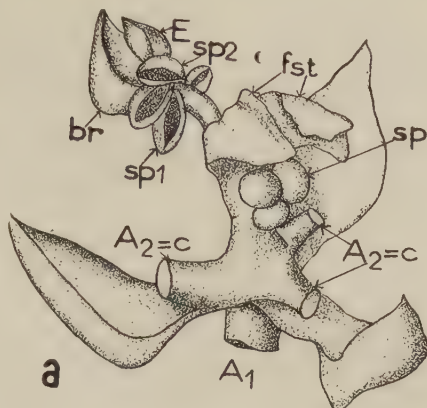


Fig. 20. — Un autre apex de glomérule de *Juniperus drupacea*.

La fonction pollinifère a été transférée à toutes les feuilles (br , E_1 , E_2 , E_3 , E_4 , E_5) portées par le prolongement de A_1 , au-dessus du verticille supérieur habituel de 3 cônes ; à l'aisselle de la plus basse de ces feuilles (br) se développe un cône très réduit, dont l'axe A_2 et l'unique feuille fertile α sont étroitement concrescents à la bractée axillante, comme le montre le dessin de détail figuré en b (en a , br est caché par α). En c , représentation schématique de l'ensemble ; sp_1 , sp_2 , sacs polliniques.

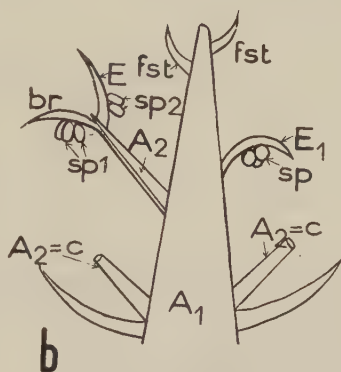


Fig. 19.

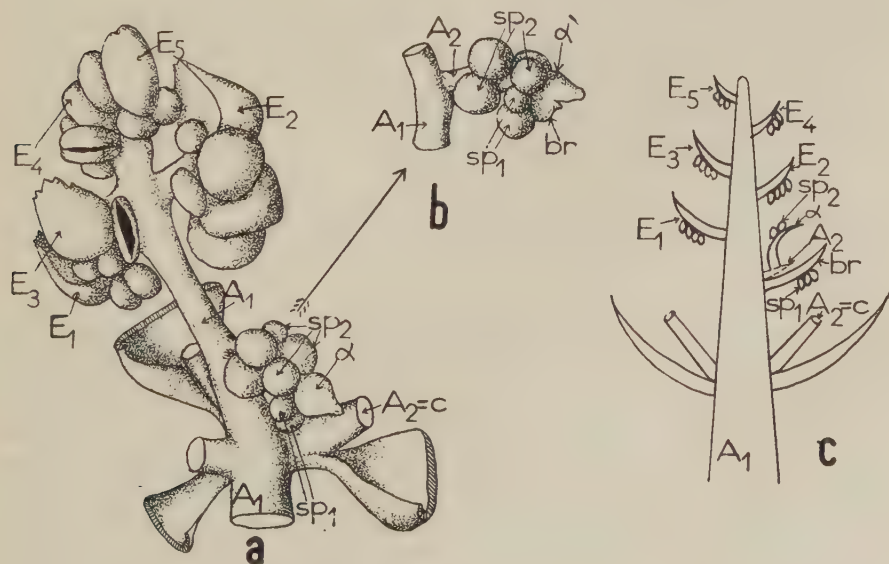


Fig. 20.

trouvaient des feuilles fertiles (fig. 20 *a* et *c*, E_1 , $E_2...$), de telle sorte que la partie supérieure de A_1 avait la structure d'un cône mâle simple. Le schéma général de l'inflorescence est rigoureusement superposable à celui du glomérule de *Cephalotaxus*.

On voit maintenant l'intérêt de l'étude de *Juniperus drupacea*. Les structures que l'on peut y rencontrer sont soit des structures spécifiques de cette plante, avec avortement total de l'axe A_2 , au-dessus des feuilles axillantes les cônes mâles (fig. 12), soit des structures homologables aux inflorescences de *Cryptomeria* et *Cunninghamia*, c'est-à-dire des inflorescences terminées par un petit bourgeon végétatif, soit enfin des structures identiques à celles de *Cephalotaxus*, où toutes les feuilles du sommet de l'axe principal sont transformées en étamines. Les stades intermédiaires rencontrés chez *Juniperus drupacea* confirment l'interprétation que nous avons donnée du glomérule mâle de *Cephalotaxus*.

4. — Le rameau court femelle de *Ginkgo biloba*.

L'observation du rameau court femelle de *Ginkgo biloba* (fig. 21) va nous donner des indications précieuses pour l'interprétation de l'appareil femelle des Préphanérogames et des Gymnospermes.



Fig. 21. — *Ginkgo biloba* : un rameau court femelle ; à l'aisselle d'une feuille en écaille s'est développé un arbuscule d'ovules.

A l'aisselle de feuilles vertes ou d'écailles se trouvent les organes reproducteurs femelles ; leur valeur morphologique est, on le sait, très controversée.

Nos observations sont les suivantes :

1^o Les appareils ovulifères situés à la base des rameaux courts. —

A la base des rameaux courts on rencontre, assez fréquemment, des arbuscules d'ovules à la place de l'organe biovulé habituel. Étudions, d'abord, un de ces arbuscules qui peuvent porter jusqu'à une douzaine d'ovules et plus (fig. 22, 23). Il est composé de pédoncules ovulifères portant 1-2 ovules, mais comporte aussi, exceptionnellement, des petites feuilles, les unes stériles (fig. 22 *a* et *b*, 23), identiques à des feuilles végétatives, les autres mi-fertiles, portant, à côté d'un ovule, un fragment de limbe (fig. 22 *c*, 23). Cette observation est intéressante, car elle permet d'homologuer les pédoncules ovulifères et les feuilles ; les porte-ovules sont des feuilles

fertiles. Des observations faites par FUJII, SPRECHER, FAVRE-DUCHARTRE, DEPAPE confirment encore cette manière de voir. Ces auteurs, en effet, ont observé des feuilles végétatives, portant des ovules (1 à 13) sur un limbe plus ou moins rogné (fig. 24). Ces feuilles sont émises

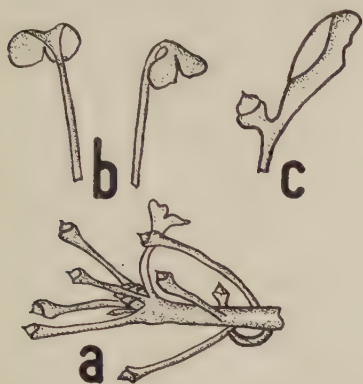


Fig. 22. — *Ginkgo biloba* : a, un arbuscule d'ovules anormal ; b, feuilles stériles, et c, feuilles mi-fertiles, portées parfois par de tels arbuscules.



Fig. 23. — Représentation schématique d'un arbuscule d'ovules anormal de *Ginkgo biloba*.

par l'axe même du rameau court. Cette observation nous incite aussi à penser qu'il peut exister des pédoncules ovulifères homologues de feuilles et portant plus de 1-2 ovules.

Certains de ces arbuscules se terminent par des bourgeons écailleux déjà remarqués par FUJII.

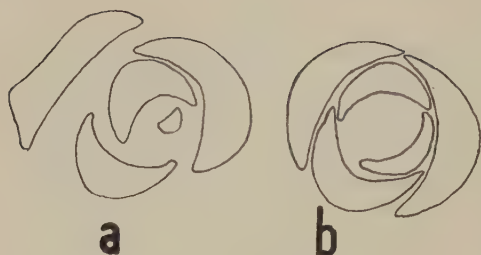
Nous avons constaté, par des coupes transversales, que la phyllotaxie des écailles des bourgeons est exactement la même que celle observée par SPRECHER sur les bourgeons végétatifs (fig. 25).

L'anatomie du tronc de l'arbuscule est indubitablement axiale. L'arbuscule ovulifère en question est donc un axe feuillé, mais dont les feuilles sont, en général, fertiles. Dans la figure 23, nous l'avons représenté schématiquement.

Comparons cette figure avec celle représentant le chaton mâle du même *Ginkgo* (fig. 3) ; l'homologie est rigoureuse.



Fig. 24. — Un rameau court femelle anormal de *Ginkgo biloba*. Certaines des feuilles portées directement par l'axe A₁ de ce rameau sont devenues plus ou moins fertiles. (D'après M. FAVRE-DUCHARTRE, observation inédite.)

Fig. 25. — *Ginkgo biloba*.

a, phyllotaxie des écailles du bourgeon terminant parfois les arbuscules femelles anormaux. *b*, phyllotaxie des écailles d'un bourgeon végétatif. (D'après SPRECHER.)

peu divisées, l'identité est complète avec le porte-ovule classique de *Ginkgo*.

L'homologie va plus loin encore. En effet, nous avons observé, chez *Ginkgo biloba*, que les ovules présentent souvent un micropyle composé de deux languettes divergentes, comme chez *Cordaianthus*. Ce caractère existe même chez les Conifères vivants, ainsi qu'on verra plus loin (p. 41).

2^o Les appareils ovulifères des sommets des rameaux courts. —

Passons maintenant à l'étude des pédoncules ovulifères que nous trouvons au sommet du rameau court femelle.

Étant donné que leur position (fig. 21) est axillaire, comme celle des arbuscules, précédemment étudiés, on peut se demander s'ils ont la même valeur. Nous allons essayer



Fig. 27. — *Ginkgo biloba* : un pédoncule ovulifère du sommet du rameau court, schématisé. Il est porté par un axe A_2 réduit à zéro.

mais les faits décrits plus haut montrent que nous devons interpréter cette

L. EMBERGER a montré combien cette structure se superpose à celle de l'épillet femelle de *Cordaianthus pseudofluitans* Kidst. étudié par FLORIN (fig. 26). L'épillet de *C. pseudofluitans* est axillaire et formé d'un rameau court, mais très net, portant, à la base, des petites feuilles auxquelles succèdent, vers le sommet, des feuilles ovulifères bifides, homologues des feuilles banales.

Lorsque les feuilles fertiles sont



Fig. 26. — Un épillet femelle de *Cordaianthus pseudofluitans*, schématisé. (D'après FLORIN.)

de répondre à cette question.

Réduisons d'abord, par la pensée, un arbuscule du type précédemment étudié (fig. 27), de telle façon qu'il ne reste plus qu'un seul pédoncule ovulifère. A l'aisselle de la feuille axillante, il n'y aura plus qu'un organe pédicellé portant 1-2 ovules. Celui-ci a donc la valeur morphologique d'une feuille. A ce stade de réduction ultime, il semble donc que nous ayons une feuille axillant une autre feuille,

structure comme représentant une feuille fertile portée par un axe A_2 réduit presque à zéro, axillé par une feuille végétative.

L'interprétation par réduction d'un axe n'est pas une vue de l'esprit. En effet, on trouve parfois des bouquets quasi « acaules » d'ovules pédunculés (fig. 28). Ce mode de groupement est le résultat de la réduction plus



Fig. 28. — *Ginkgo biloba*.

a, arbuscule d'ovules développé à l'aisselle d'une bractée (non dessinée) d'un rameau court femelle. A_2 est encore discernable, bien que réduit. ; *b*, A_2 est réduit à zéro. On assiste à une réduction du nombre des ovules pédunculés pour arriver au porte-ovule solitaire habituel.

ou moins totale de l'axe A_2 , comme le montre la figure 28 *a*, où cet axe est encore visible ; il est très réduit, sensiblement égal à zéro dans la figure 28 *b*. Dans ce dernier cas, quand A_2 est complètement avorté, l'organisation comporte des porte-ovules foliaires groupés à l'aisselle d'une feuille stérile et portés par un axe A_2 virtuel. Il n'est donc pas douteux que les porte-ovules sont, ici, des feuilles.

Il nous semble intéressant de comparer la figure 28 *a* avec la structure décrite par FLORIN chez *Ernestiodendron germanica* (fig. 29). Les deux organisations sont rigoureusement homologues. Que le nombre de porte-ovules se réduise, comme on peut l'observer (fig. 28 *b*), le porte-ovule normal de *Ginkgo* sera réalisé.

Cependant nous croyons aussi que le pédoncule biovulé normal n'est pas toujours une feuille, mais représente dans certains cas, réellement, un axe et deux feuilles fertiles uni-ovulées, c'est-à-dire un arbuscule bifolié. En effet, nous avons pu observer que le bourgeon écailleux qui termine parfois les arbuscules d'ovules est souvent rejeté sur le côté, sa place étant occupée par un ovule (fig. 30 *a*).

Si le bourgeon terminal avorte complètement, il en résulte le dispositif de la figure 30 *b*. L'ovule pseudo-terminal, avortant à son tour, conduit aux structures représentées (fig. 30 *c*, *d*). La contraction des pédoncules ovulifères nous amène finalement au pédoncule biovulé (fig. 30 *e*) identique



Fig. 29. — Une « écaille » du cône d'*Ernestiodendron germanicum*, à l'aisselle de sa bractée. (D'après FLORIN.)

au pédoncule déjà décrit (fig. 28 b). Mais il est clair que ces deux structures ne sont pas homologues.

Quant aux pédoncules uniovulés, ils peuvent résulter :

1° Soit de l'avortement d'un ovule sur un pédoncule biovulé (fig. 31) ;

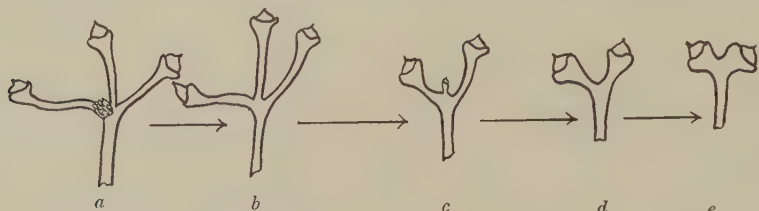


Fig. 30. — *Ginkgo biloba* : schémas montrant la genèse d'un pédoncule biovulé, à partir d'un organe ramifié (porte-ovules caulinaires).

2° Soit de la concrescence, de l'union de plus en plus intime des deux ovules d'un pédoncule biovulé (fig. 32).

Ce dernier processus nous permet d'expliquer au moins certains cas de polyprothallie observés chez le *Ginkgo*. Si nous examinons l'anatomie de tels pédoncules, nous voyons (SPRECHER) à la base 4 faisceaux comme s'il devait y avoir 2 ovules ; plus haut, ces faisceaux fusionnent deux à deux.



Fig. 31. — *Ginkgo biloba* : genèse d'un pédoncule uniovulé à partir d'un pédoncule biovulé, par avortement d'un ovule.

L'ensemble des faits exposés explique la diversité anatomique des porte-ovules de *Ginkgo*, source de controverse irréductible :

suivant que le porte-ovule est un axe ou une feuille, sa structure anatomique diffère.

Il permet aussi d'interpréter les arbuscules ovulifères plus complexes

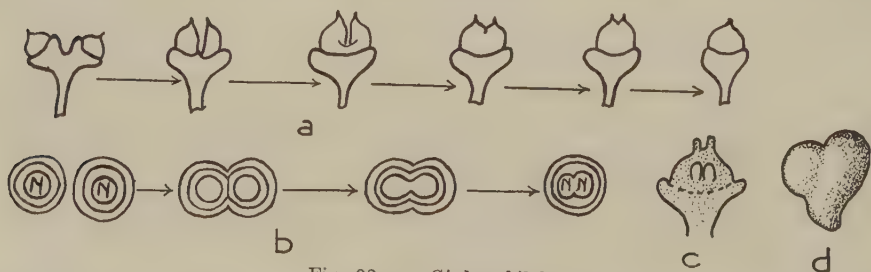


Fig. 32. — *Ginkgo biloba*.

a, genèse d'un pédoncule uniovulé à partir d'un pédoncule biovulé par concrescence de deux ovules ; b, coupes transversales schématisées d'ovules de la série a (N, nucelle) ; c, coupe longitudinale radiale d'un ovule biprothallé. (D'après SPRECHER) ; d, une « semence » biprothallée. (D'après SPRECHER.)

dont les porte-ovules axillent d'autres pédoncules ovulifères. Il s'agit ici d'une ramification de troisième ordre avec un axe A_3 , réduit à zéro (fig. 33).

Il est curieux de constater, à Montpellier tout au moins, que les ovules portés par ces organes les plus ramifiés n'évoluent jamais en « fruit », contrairement aux organes plus contractés du sommet du rameau court. Seuls sont fertiles les ovules insérés sur les organes femelles les plus contractés, c'est-à-dire phylogénétiquement les plus évolués.

Si nous résumons, pour conclure, nos observations dans un schéma synthétique (fig. 34), nous voyons, à la base du rameau court femelle (A_1), des organes ovulifères ramifiés, en général jusqu'au deuxième degré (parfois jusqu'au troisième); plus haut, des porte-ovules ramifiés au deuxième degré et, au sommet, les organes ovulifères

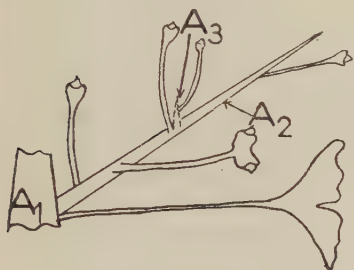


Fig. 33. — *Ginkgo biloba* : schéma d'un arbuscule d'ovules ramifié jusqu'au troisième degré.



Fig. 34. — *Ginkgo biloba* : schéma d'ensemble d'un rameau court femelle.

normaux représentant, eux aussi, une ramification du deuxième degré, mais avec Δ_2 réduit à zéro; seuls les ovules de ces derniers sont fertiles, au moins à Montpellier.

5. — L'inflorescence femelle de *Cephalotaxus*.

Pour cette étude, nous avons eu à notre disposition deux exemplaires de *Cephalotaxus*, l'un se trouvant dans le Jardin des Plantes de Paris, l'autre planté dans les jardins du cloître de l'abbaye de Saint-Guilhem-le-Désert, dans l'Hérault.

1^o Le *Cephalotaxus* du Jardin des Plantes parisien :

Les inflorescences (fig. 35) se développent à l'aisselle de feuilles vertes (*br*). Elles portent à la base, sur A_1 , des bractées plus ou moins scarieuses; à l'aisselle de celles-ci, vers le sommet, se développent des glomérules femelles, plus ou moins longuement pédonculés (Δ_2); ceux-ci présentent à l'aisselle de chacune de leurs feuilles bractéiformes, réduites, un renfle-

ment central A_3 , plus ou moins développé, de part et d'autre duquel on trouve un ovule. Les glomérules femelles sont donc homologables avec des cônes femelles de Pinacées, qui seraient pédonculés. Le sommet

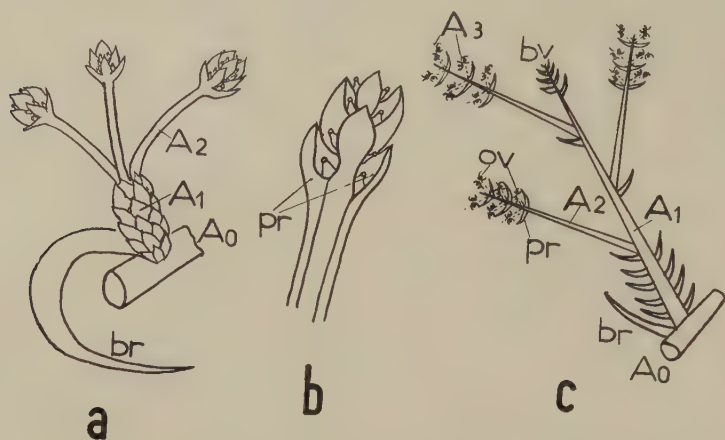


Fig. 35. — Organisation la plus fréquente du *Cephalotaxus* parisien (cônes groupés).

a, vue d'ensemble ; b, un cône isolé ; c, représentation schématique de l'ensemble ; A_2 , axe du cône ; pr, préfeuille ; bv, bourgeon végétatif.

de l'inflorescence, c'est-à-dire de A_1 , est occupé par un bourgeon végétatif.

Parfois on peut trouver un type d'organisation plus simple : à l'aisselle

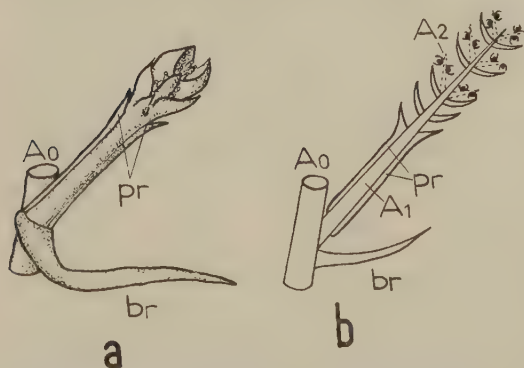


Fig. 36. — Organisation la plus simple du *Cephalotaxus* parisien (cônes isolés).

a, vue d'ensemble ; b, représentation schématique ; A_1 , axe du cône ; pr, préfeuille.

les préfeuilles, présentaient à leur aisselle un renflement central (A_3) flanqué de deux ovules.

2^o Le *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem :

Nous avons vu que, dans le cas d'organisation la plus complexe, observé

d'une feuille, au lieu de trouver l'ensemble de l'inflorescence décrit plus haut, il y a un organe moins ramifié (fig. 36) comportant un axe que nous homologuons à A_1 . Il porte, au sommet d'un pédicelle, un cône femelle identique aux cônes femelles composant l'inflorescence précédente, à ceci près que les deux préfeuilles du cône et quelques-unes des feuilles suivantes sont stériles, alors que, dans les cônes de l'inflorescence, toutes les feuilles, y compris

chez le *Cephalotaxus* parisien, l'inflorescence femelle était terminée par un bourgeon végétatif (fig. 35, *bv*). Dans le cas du *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem, au contraire, l'inflorescence se développe comme chez certaines fleurs prolifères de Crucifères. Le bourgeon terminal détermine dans sa croissance plusieurs étages reproducteurs, eux-mêmes plus ou moins ramifiés, de plus en plus jeunes à mesure que l'on s'élève sur A_1 . Il en résulte une floraison échelonnée dans le temps, ce qui est, à notre connaissance, un cas unique chez les Gymnospermes (1).

Examinons-les de plus près (fig. 37) : à la base de A_1 , nous trouvons un bouquet de feuilles (f_1); à l'aisselle des feuilles supérieures (br_1) de ce bouquet se développent des axes A_2 dont nous étudierons plus loin la structure. Au-dessus de ces axes, A_1 s'allonge pendant un certain temps, sans porter de feuille, puis émet un deuxième bouquet de feuilles (f_2) dont quelques-unes, les supérieures (br_2), présentent, à leur aisselle, d'autres axes A_2 ; puis, après un nouvel intervalle aphyllé, il y a un troisième bouquet de

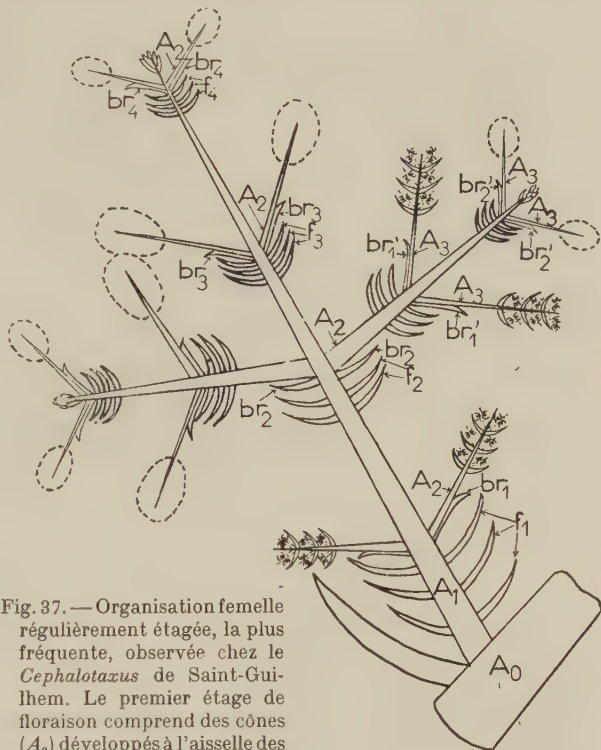


Fig. 37. — Organisation femelle régulièrement étagée, la plus fréquente, observée chez le *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem. Le premier étage de floraison comprend des cônes (A_2) développés à l'aisselle des feuilles (br_1) portées par A_1 ; il en est de même des troisième et quatrième étages, dont les cônes (A_3) se développent à l'aisselle des feuilles br_3 et br_4 . Le deuxième étage est lui-même ramifié; les cônes (A_3) se développent à l'aisselle de br'_1 et br'_2 . Les divers étages comportent aussi des bouquets de feuilles stériles ($f_1, f_2, f_3, \dots$).

feuilles (f_3) dont les plus hautes (br_3) servent de bractées à quelques axes A_2 . Enfin, après un dernier intervalle, un quatrième bouquet de feuilles (f_4), dont quelques-unes (br_4) portent des axes A_2 à leur aisselle.

Les axes A_2 fertiles, insérés à l'aisselle des bractées br_1, br_3, br_4 , sont identiques à ceux que nous avons décrits chez le *Cephalotaxus* parisien. Par contre, les axes A_2 qui naissent à l'aisselle des bractées br_2 sont plus ramifiés; ils répètent l'organisation en étage de A_1 , mais ils n'ont que deux étages (br'_1, br'_2).

(1) Peut-être peut-on rapprocher une telle structure en étages de celle que H. PRAT a décrite pour les pins multinodaux (*Pinus Banksiana* Lamk.).

Notons au passage que la bractée qui axile le pédoncule de A_2 fertile (cône) est longuement conorescente avec lui, fait comparable à ce que nous avons vu dans le glomérule mâle de cette plante (fig. 7). Cette organisation présente de nombreuses variantes qui peuvent se manifester en divers points de l'inflorescence ; il s'ensuit une structure, en apparence

désordonnée, mais dont on peut parfaitement démontrer le mécanisme, très comparable à celui que l'on observe dans le glomérule mâle.

Ces variantes peuvent être sérieées dans plusieurs groupes :

1° Les divers étages peuvent être plus ou moins diversement et irrégulièrement ramifiés jusqu'aux quatrième et cinquième degrés (fig. 38) ;

2° Les axes A_2 peuvent porter à l'aiselle de leurs feuilles :

a. Soit des inflorescences de cônes (fig. 38), l'axe A_3 portant des axes-cônes normaux (A_4). Rappelons que les axes-cônes portent à l'aiselle de leurs feuilles des axes A_5 biovulés ;

b. Soit des axes-cônes normaux (A_3) (fig. 38, α et br) ;

c. Soit des axes-cônes modifiés, multiovulés (fig. 38, β ; fig. 39, α , β ; fig. 40, β , f_1 , f_2 ; fig. 41, β), ceux-ci pouvant porter simultanément des axes A_4 réduits, munis de 1 ou 2 ovules, et des ovules directement insérés sur A_3 (fig. 39, α , β ; fig. 40, f_1 , f_2 ; fig. 41, β). Parfois aussi des axes A_3 portent, directement insérés sur eux, un certain nombre d'ovules (fig. 40, β) ;

d. Soit des axes A_3 biovulés (fig. 38, f_1 ; fig. 39, f ; fig. 40, f ; fig. 41, α , F_1 , F_2 , ..., F_8).

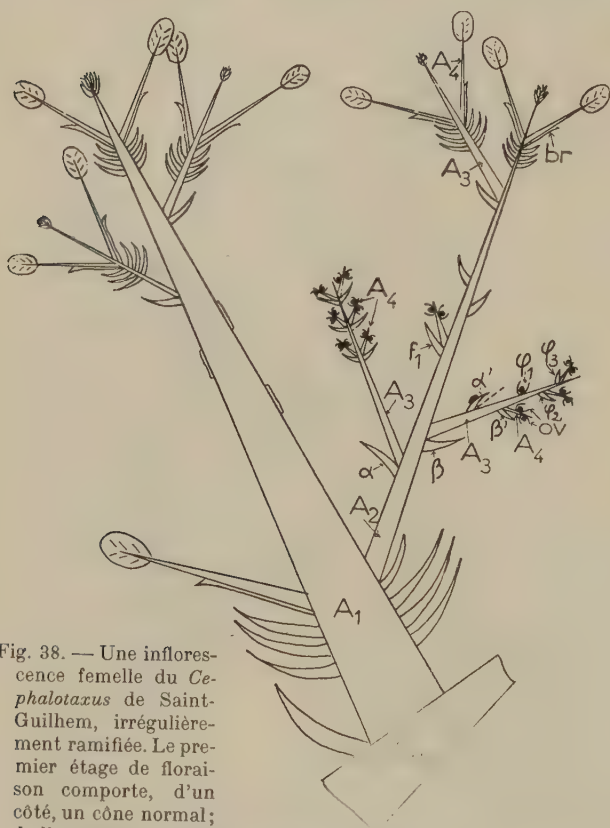


Fig. 38. — Une inflorescence femelle du *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem, irrégulièrement ramifiée. Le premier étage de floraison comporte, d'un côté, un cône normal ; de l'autre, un rameau

(A_2), lui-même à floraison étagée et irrégulier ; à l'aiselle de α , se développe un cône normal ; à l'aiselle de β , un cône dont certaines feuilles (α' , α_1), portées directement sur son axe (A_3), sont fertiles ; la feuille f_1 de l'axe A_2 présente, à son aisselle, un axe A_3 très réduit porteur de deux ovules.

3° Les axes A_2 peuvent porter (fig. 39, 40, 41) à leur base des rameaux de premier et de deuxième ordre ; au sommet, presque exclusivement des rameaux de premier ordre ; ces deux régions sont parfois séparées par des

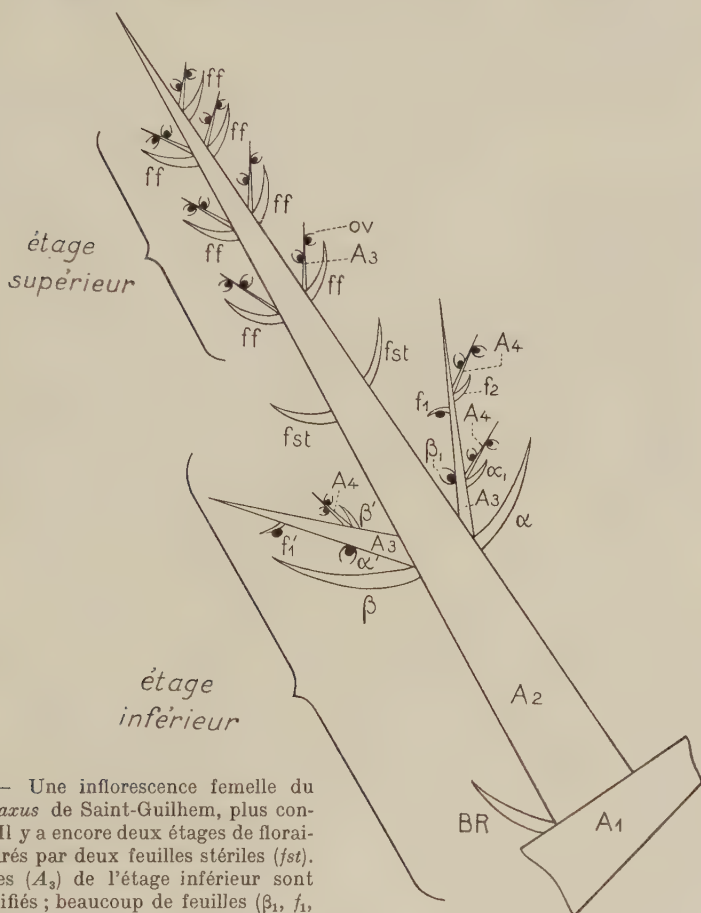


Fig. 39. — Une inflorescence femelle du *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem, plus contractée. Il y a encore deux étages de floraison séparés par deux feuilles stériles (*fst*). Les cônes (A_3) de l'étage inférieur sont très modifiés ; beaucoup de feuilles ($\beta_1, f_1, \alpha', f'_1$) portées par des axes A_3 sont fertiles.

feuilles stériles, *fst* (fig. 39, 40). La floraison de ces deux régions n'est pas simultanée, mais se succède dans le temps.

* * *

Pour comprendre ces structures, il est nécessaire de se référer à la figure 37, qui représente le type d'organisation de base permettant d'expliquer toutes les autres.

L'ensemble développé à l'aisselle de br_2 est identique à l'organisation la plus ramifiée du *Cephalotaxus* parisien, avec la différence que, chez ce dernier, il n'y a pas une organisation en étages. Pour la commodité de

l'exposé, négligeons provisoirement l'existence de ces étages et schématisons cette organisation observée dans la figure 42 *a*. A l'aisselle de feuilles (fig. 42 *a*, *br*) portées par A_2 , nous avons figuré des axes-cônes normaux (A_3), comme on en observe, par exemple, à l'aisselle de br_1 , br'_1 (fig. 37), α (fig. 38).

Mais nous avons remarqué que les feuilles de A_2 servent parfois de bractée à des axes-cônes modifiés. C'est ce que l'on trouve à l'aisselle de β (fig. 38), α , β (fig. 39), f_1 , f_2 (fig. 40), β (fig. 41).

Les modifications suivantes peuvent être notées : les feuilles du cône, au lieu de servir de bractée à des axes biovulés, présentent parfois, à leur aisselle, des axes uniovulés (fig. 41, I'_2 , I'_3). Si ce premier stade de réduction avait lieu simultanément pour tous les cônes de l'inflorescence, nous obtiendrions un ensemble comparable à celui qui est schématisé (fig. 42 *b*). Une contraction encore plus grande, aboutissant finalement à une bractée portant un ovule à son aisselle ou sur sa surface supérieure, par l'avortement total de son axe conduit à la structure

que l'on trouve, par exemple, chez les Araucariacées (*Agathis*).

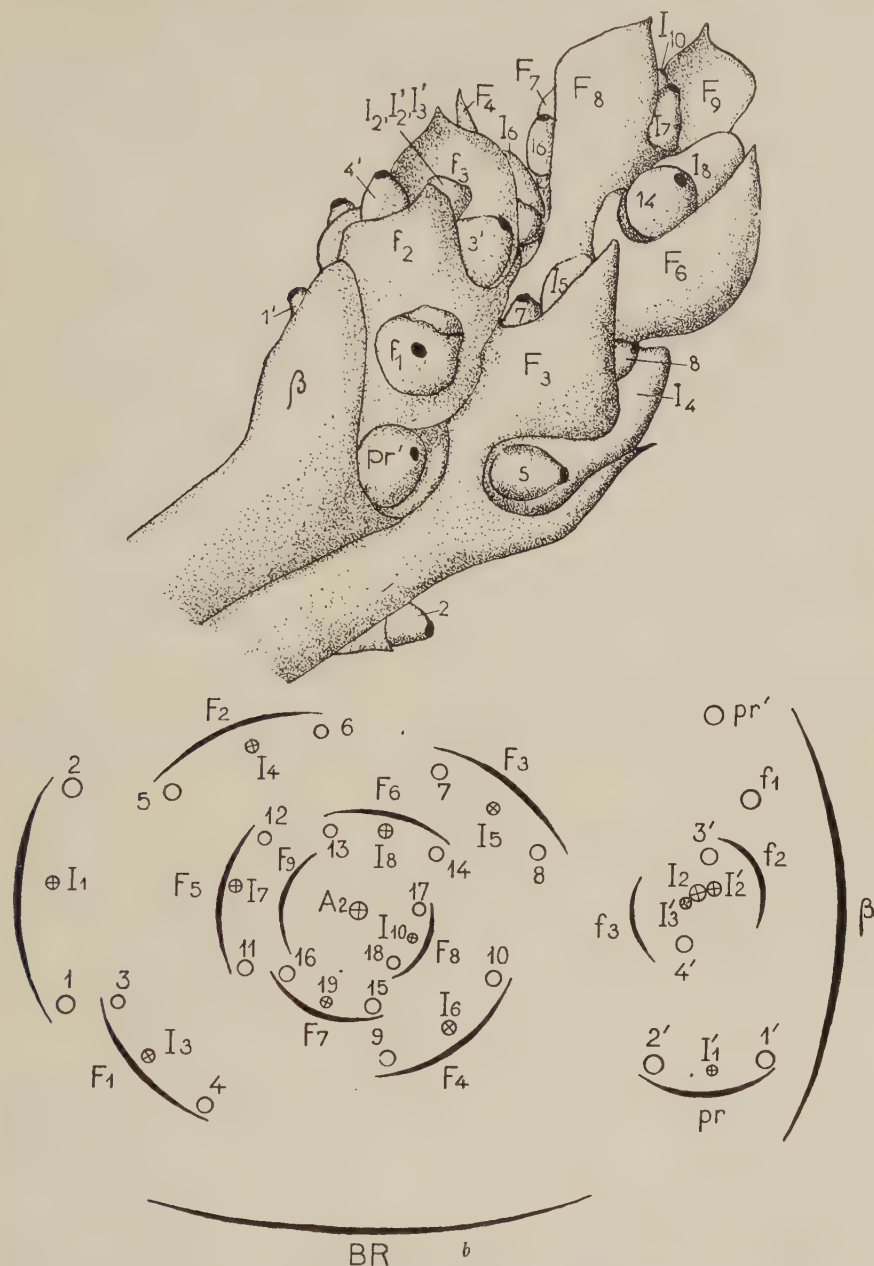
Parfois, on observe que les bractées du cône deviennent elles-mêmes fertiles, la fonction sporogène leur étant transférée en même temps que l'axe ovulifère disparaît ; c'est le cas de α' (fig. 38), f_1 , f'_1 (fig. 39). Dans le schéma *c* (fig. 42), nous avons supposé ce phénomène général et simultané pour toutes les feuilles des cônes.

Fig. 40. — Une inflorescence femelle du *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem encore plus contractée que celle de la figure 39. Il ne reste plus qu'une seule feuille stérile (*fst*) entre les deux étages de floraison.

Le phénomène va plus loin pour φ_1 (fig. 38), β_1 , α' (fig. 39), pr (fig. 40), pr' , f_1 (fig. 41) ; les feuilles du cône sont transformées en ovules directement insérés sur A_3 . Nous avons vu des cas où tous les ovules occupaient cette position (β , fig. 40). Une généralisation de cette structure à toute l'inflorescence est schématisée (fig. 42, *d*).

Il suffit, maintenant, que tous ces axes A_3 se réduisent et ne portent plus que 2 ovules, ainsi qu'on l'observe à l'aisselle de f_1 (fig. 38), ff (fig. 39 et 40), F_1 , ..., F_8 (fig. 41), et on aboutit au schéma *e* (fig. 42), qui est le schéma du cône normal de *Cephalotaxus*.

Ainsi des processus de réduction et de transfert des fonctions sporo-

Fig. 41. — *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem.

a, dessin d'une inflorescence très contractée ; on remarque la ramification développée à l'aisselle de β ; *b*, diagramme de cette inflorescence. L'axe A_2 porte des feuilles (γ , β , F_1 , F_2 , ...) à l'aisselle desquelles se développent des axes d'ordre 3 (I_1 , I_2 , I_3 ,...). Ces derniers sont généralement très réduits, portant chacun deux ovules (I_1 , 2 - 3, 4 - 5, 6...). Celui qui a pour bractée la préfeuille β est plus développé. Il porte plusieurs feuilles (pr , pr' , f_1 , f_2 , f_3), dont certaines (pr' , f_1) sont transformées en sporophylles ; d'autres (pr , f_2 , f_3) servent de bractée à un axe de quatrième ordre (I'_1 , I'_2 , I'_3). I'_1 porte deux ovules (I'_1 , $2'$) ; I'_2 et I'_3 n'en portent qu'un chacun ($3'$, $4'$).

gènes permettent de passer d'une organisation très ramifiée, observée chez le *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem, représentant une inflorescence de cônes, à une structure beaucoup plus simple, homologue d'un seul cône. On reconnaît qu'un cône a pour origine une structure complexe, aux bractées stériles, dont il est pourvu à la base (fig. 36), tandis que les cônes origi-



Fig. 42. — Schémas montrant les processus de transformation d'un ensemble ramifié du type *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem. Les axes A_1 deviennent uniovulés (b) ; la fonction sporogène est assurée ensuite par les feuilles de A_3 (c) ; ces derniers axes, porteurs de plusieurs ovules (d), se réduisent ; en e, il n'y a plus que deux ovules sur A_3 ; en f, plus qu'un ; ensuite, la fonction sporogène est assurée par les feuilles de A_2 (g). Finalement, on aboutit à la structure h, fleur femelle, au sens classique, qui est celle que l'on trouve chez *Juniperus oxycedrus*.

nellement simples n'en ont pas (A_2 , fig. 35). On peut rapprocher ces faits de ceux qu'on observe chez les Angiospermes, où la présence, à la base, de fleurs solitaires, de bractées (préfeuilles) multiples, révèle également très souvent une origine « inflorescentielle » de la fleur (exemple : Loganiacées), ainsi que l'a signalé L. EMBERGER.

Tenons compte maintenant de l'existence de plusieurs étages de floraison, que l'on rencontre dans l'inflorescence du *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem :

dans le cas schématisé (fig. 38), les processus de réduction et de transfert n'interviennent que dans un seul étage de floraison. Or ces phénomènes peuvent se dérouler simultanément dans plusieurs. C'est ce que l'on observe dans l'exemple de la figure 39, où les deux étages, déjà très transformés, sont séparés par deux feuilles stériles (*fst*), restes du bouquet foliaire qui se trouve normalement en dessous de l'étage supérieur. Dans le cas schématisé figure 40, il ne reste plus qu'une feuille stérile. La composition étagée de l'ensemble est parfois masquée. On peut alors la déceler par un échelonnement très marqué de la floraison dans le temps : celle-ci est centripète, par étages. Au moment où les ovules doivent être fécondés, le micropyle est porteur d'une petite goutte de liquide. Or, dans les cônes normaux, au même moment, tous les ovules en sont munis ; par contre, nous avons trouvé certains ensembles, du type schématisé (fig. 41 *a*, *b*), dans lesquels les ovules de la partie supérieure étaient encore démunis de goutte micropylaire, alors que ceux de la partie inférieure en étaient pourvus. Ce détail montre, nous semble-t-il, le caractère complexe de l'ensemble, qui appartient à deux étages de floraison.

6. — Les appareils reproducteurs femelles de *Cryptomeria* et *Cunninghamia* (Taxodiacées).

Nous avons constaté dans ces genres une homologie parfaite, normale, entre structures mâles et femelles. Nous avons déjà indiqué sommaire-

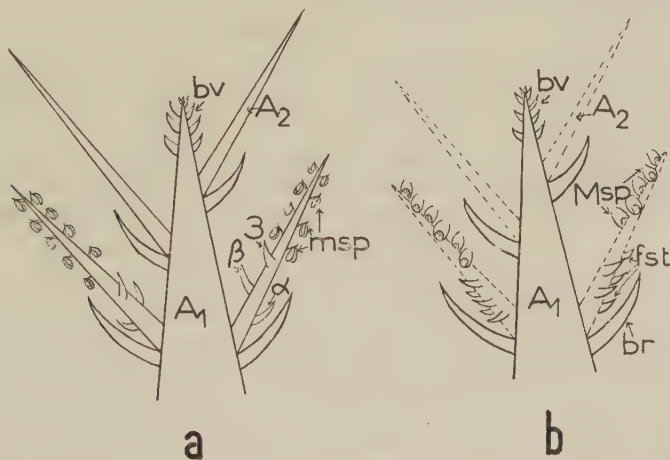


Fig. 43. — *Cryptomeria japonica*.

a, inflorescence mâle. A_2 est l'axe du cône σ dont les trois premières feuilles (α , β , γ) sont stériles, alors que les supérieures (*msp*) sont fertiles ; *b*, un cône femelle. Les axes A_2 sont très réduits et portent des feuilles stériles (*fst*) et des ovules (*Msp*). On voit que l'organisation des deux ensembles est rigoureusement superposable.

Tous deux sont terminés par un bourgeon végétatif (*bv*).

ment, plus haut, la structure de l'appareil mâle de *Cryptomeria japonica* (L.) D. Don (p. 19 et fig. 43 *a*).

Dans l'appareil femelle (fig. 43 b), l'axe du cône A_1 , terminé, lui aussi, souvent par un bourgeon (bv), porte des feuilles (br) à l'aisselle desquelles se développe un ensemble composé, comme l'ont montré les travaux d'HAGERUP, d'un rameau secondaire (A_2) portant jusqu'à 10 feuilles, parmi lesquelles les deux plus basses représentent les préfeuilles α et β , les abaxiales étant stériles (fst) et conorescentes en « ligule », les adaxiales étant fertiles (Msp), portant un macrosporange ; ce sont des ovules.

Chez *Cunninghamia sinensis* R. Br., l'organisation est exactement identique.

Les structures mâles et femelles sont donc rigoureusement homologues chez ces deux espèces.

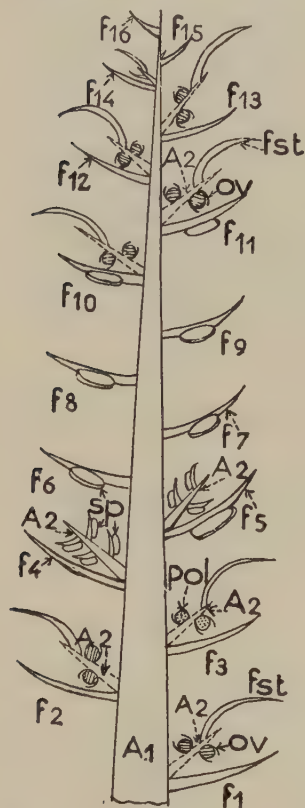


Fig. 44. — *Picea morinda* : représentation schématique d'un cône androgyn, mâle au milieu, femelle aux deux extrémités.

7. — Les cônes androgynes de *Picea morinda* (Pinacée).

Plus compliquée, mais tout aussi suggestive, est l'organisation que nous avons trouvée dans des cônes androgynes de *Picea morinda* Link. (fig. 44). Presque tous les ans, un individu de cette espèce, croissant dans le Jardin des Plantes de Montpellier, produit un certain nombre de cônes androgynes. Cette « anomalie » a déjà été signalée par divers auteurs, mais nos échantillons ont été d'un intérêt exceptionnel. Il existe des cônes qui sont mâles à la base et femelles au sommet, des cônes mâles au milieu et femelles aux deux extrémités ; enfin, chez d'autres, la partie femelle est située en bas, la partie mâle au sommet.

Les structures que l'on peut trouver aux limites des parties mâles et femelles sont particulièrement intéressantes, en particulier dans des cônes qui sont femelles aux deux extrémités et mâles au milieu. Nous avons pu y observer les faits suivants : certaines bractées (fig. 44, f_4 , f_5), insérées à la limite inférieure de la partie mâle, axillaient des axes A_2 , portant 2-4 étamines, donc des petits cônes mâles très contractés ; ceux-ci sont homologues de l'« écaille » ovulifère normale que l'on peut d'ailleurs observer à l'aisselle des bractées inférieures et du sommet du cône étudié. Il est significatif que MOLLIARD ait constaté, dans des cônes de la même espèce, des ovules contenant des grains de pollen (nous avons schématisé ce fait à l'aisselle de f_3 , fig. 44). Parfois les bractées axillant les axes A_2 staminifères peuvent, elles-mêmes, devenir fertiles (fig. 44, f_5) par un

mécanisme de transfert de fonction exactement identique à celui que nous avons décrit chez *Cephalotaxus* (voir p. 19), mais, chez *Picea*, il s'agit de structures anormales, tandis qu'elles sont normales chez *Cephalotaxus*.

A la limite supérieure de la partie mâle, les bractées staminales perdent progressivement leur fonction sporogène, en même temps qu'une « écaille » ovulifère apparaît à leur aisselle. Certains organes sont mixtes (fig. 44, f_{10} , f_{11}).

Ce cas tératologique illustre, lui aussi, l'homologie entre « écaille » et cône mâle, ainsi que le mécanisme par lequel les changements de sexe ont lieu.

Pour être complet, signalons que les ovules des cônes androgynes présentent souvent la particularité d'avoir un micropyle à deux languettes (fig. 45). Cette structure rappelle celle qui existe chez *Cordiaanthus* (FLORIN) et chez *Ginkgo*.

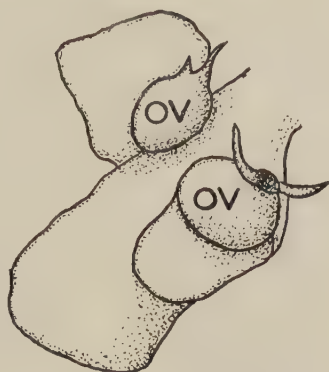
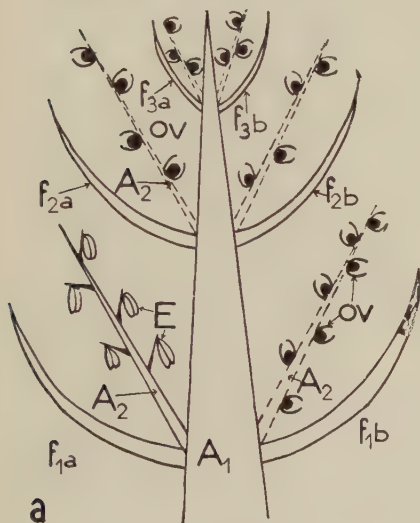
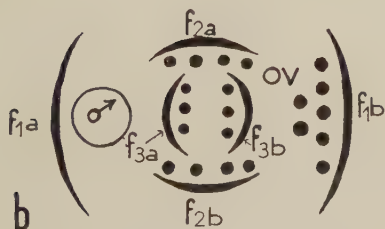


Fig. 45. — Une écaille ovulifère de *Picea morinda* (cône androgyne); le micropyle des ovules est muni de deux languettes.



a



b

Fig. 46. — Un cône anormal de *Cupressus glauca* : à l'aisselle de f_{1a} se développe un cône mâle; à l'aisselle des autres feuilles (f_{1b} , f_{2a} , f_{3b} ...), il y a des axes A_2 très réduits porteurs d'ovules.

a, représentation schématique de l'ensemble; b. Son diagramme.

8. — Les cônes des Cupressacées.

1^o *Cupressus*, *Actinostrobus*. —

L'étude que nous avons pu faire d'un cône anormal de *Cupressus glauca* permet, à notre avis, de préciser la valeur morphologique des cônes mâles et femelles de cette Gymnosperme.

Il s'agit d'un cône femelle (fig. 46) formé de 6 feuilles, opposées-décussées, comme dans les cas normaux. Toutes, sauf une (f_{1a}), portaient à leur aisselle un certain nombre d'ovules (ov); la feuille f_{1a} , au contraire, axillait une fleur ou cône mâle. Or on sait par les travaux antérieurs, plus particulièrement par ceux d'HAGERUP, que ces ovules sont portés par un axe A_2 très réduit. La comparaison entre les parties mâles et femelles montre leur parfaite homologie et prouve de la manière la plus claire

que l'« écaille » des Conifères équivaut à un cône mâle, c'est-à-dire à une fleur.

Chez une autre Cupressacée, *Actinostrobus pyramidalis* Miq. (fig. 47), le cône femelle présente de l'intérêt en ce sens que les feuilles (*br*) à

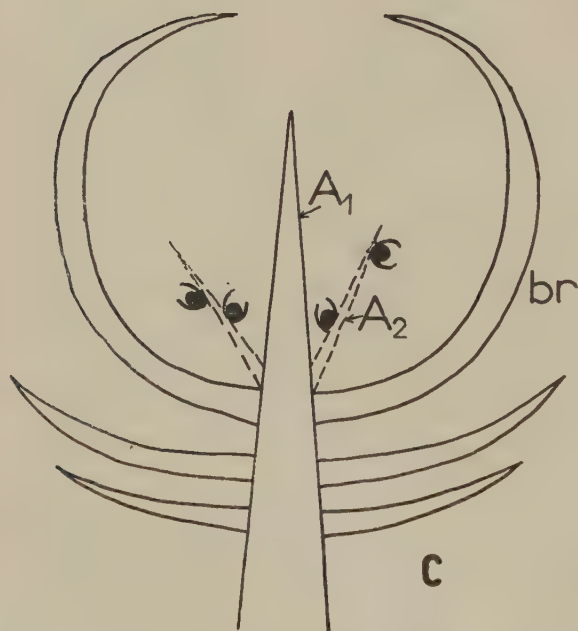
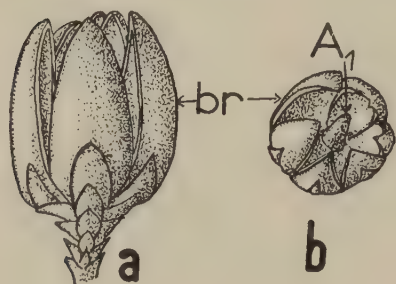


Fig. 47. — Cône femelle d'*Actinostrobus*.

a, vue de profil ; b, vue de dessus ; on remarque le prolongement de A_1 ; les ovules ont été enlevés ; c, représentation schématique de l'ensemble.

parfois deux, fertiles. Au sommet de A_1 , il y a 2 feuilles stériles constituant la « columelle » (fig. 48).

Chez *Juniperus chinensis* L. (fig. 49), la structure est la même, sauf que certaines feuilles de la columelle sont parfois fertiles. Dans cette espèce, nous trouvons donc, à la fois, des ovules insérés directement sur A_1 et

l'aisselle desquelles se développent les axes ovulifères sont groupées en un cycle à la façon des carpelles de certaines Angiospermes. Les ovules portés par des axes A_2 très courts, comme c'est normal chez les Cupressacées, semblent insérés sur l'axe A_1 , ce qui rappelle beaucoup une placentation centrale d'Angiosperme.

2° *Juniperus*. — Chez les Genévriers (*Juniperus*), les types d'organisation femelle, découverts par HAGERUP, sont très variés. Nos recherches les confirment, sauf sur un point : les mégasporanges sont toujours insérés dorsalement, non ventralement, fait dont HAGERUP n'a pas tenu compte, bien qu'il l'ait correctement figuré.

Appelons A_1 l'axe du cône. Chez *Juniperus Sabina* L. (fig. 48), il y a, à l'aisselle, ou plus ou moins à l'aisselle de chaque bractée portée par A_1 , un axe secondaire (A_2) avec une seule feuille,

d'autres, portés par des axes A_2 . De plus, la columelle est composée de 2 verticilles, de sorte que des feuilles stériles sont intercalées entre le verticille fertile de la columelle et les axes secondaires ovulifères.

Il existe, enfin, des Genévriers (sec. *Oxycedrus*) [fig. 50] où seules les feuilles de la columelle sont fertiles. Un tel cône est donc simple, les axes secondaires (A_2) ayant complètement disparu ou ne subsistant parfois



Fig. 48. — Cône de *Juniperus sabina* schématisé (d'après HAGERUP) ; les feuilles de la columelle sont stériles.

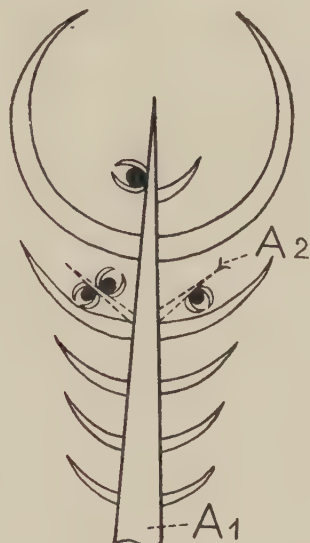


Fig. 49. — Cône de *Juniperus chinensis* schématisé (d'après HAGERUP) ; la columelle est en partie fertile.

que par une petite ébauche (fig. 50, A_2) ; il n'est plus un cône, mais l'homologue d'une fleur, au sens classique.

En d'autres termes, la comparaison avec *Juniperus chinensis* montre, dans cette dernière espèce, une inflorescence terminée par une fleur, tandis que, chez *Juniperus Sabina*, il y a une inflorescence sans fleur terminale.

Si on réunissait, sur un seul schéma, les structures observées chez les *Juniperus* (fig. 51), on constaterait que les cônes femelles de Genévriers sont construits exactement suivant le même plan que les glomérules mâles de *Cephalotaxus* (comparer fig. 7 et 51) et que les mécanismes réductionnels et de transfert fonctionnel sont identiques à ceux que nous avons décrits chez *Cephalotaxus* femelle. *Cephalotaxus* réunit sur une même espèce les types structuraux qui, chez *Juniperus*, sont répartis entre plusieurs. Les faits décrits (p. 19) chez *Cephalotaxus* montrent, par comparaison avec *Juniperus*, que le cône femelle de Genévrier est bien le résultat d'une phylogenèse, comme l'avait affirmé HAGERUP. Les états rencontrés chez *J. Sabina*, *J. chinensis*, *J. communis* L. sont des

étapes phylogénétiques successives tendant à la formation de la fleur à partir d'une structure ramifiée.

Les vues d'HAGERUP, que nous confirmons, ne sont pas partagées par H. GAUSSEN, qui donne une interprétation différente. Pour ce dernier, la columelle est un axe A_2 , mais, s'il en était ainsi, la position des diverses pièces composant le cône serait *différente*. De plus, les phénomènes de

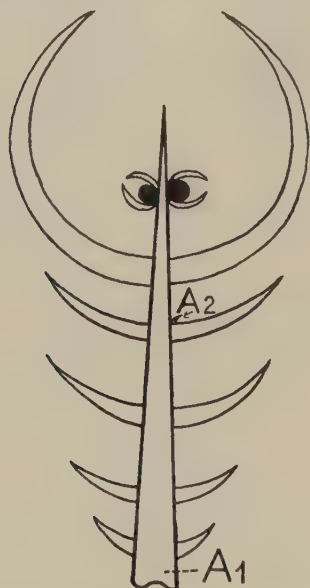


Fig. 50. — Cône de *Juniperus* de la section *oxycedrus*, schématisé (d'après HAGERUP); seules les feuilles de la columelle sont fertiles.



Fig. 51. — Schéma synthétique réunissant les divers types structuraux observés dans les diverses espèces de *Juniperus*. Remarquer la position hypophylle du nucelle.

transfert décrits ne peuvent être niés ; ils intéressent indiscutablement l'axe primaire, A_1 .

9. — Conclusions sur les Préphanérogames et Gymnospermes.

Les structures mâles et femelles que nous avons observées chez les Préphanérogames et les Gymnospermes sont toutes plus ou moins ramifiées et présentent une diversité telle qu'elles semblent nous défier d'y trouver un ordre dans leur organisation ou une explication rationnelle. Et, cependant, toutes s'enchaînent avec une admirable précision.

Rappelons, pour commencer, la structure des appareils femelles des Gymnospermes étudiées. Ceux-ci sont tous ramifiés, mais à des degrés très divers, formant une chaîne continue. Les termes ultimes peuvent être marqués par *Cephalotaxus*, d'une part, et *Juniperus* (sect. *Oxycedrus*), d'autre part. Une seule espèce peut, parfois, réunir, sur un même individu,

toutes les structures. Ainsi le *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem possède à la fois :

1° Des rameaux de quatrième et cinquième ordre biovulés, groupés en véritables cônes ;

2° Des rameaux tertiaires portant simultanément des rameaux quaternaires biovulés, des ovules sessiles et des bractées à mégasporange hypophylle ;

3° Des rameaux tertiaires simplement biovulés ;

4° Des feuilles stériles espacées le long des axes ou densément insérées à la base de certaines ramifications.

Rien ne permet, à première vue, de voir dans ces diverses modalités un enchaînement rationnel.

Or nous avons pu constater qu'elles sont l'expression des tendances qu'ont toutes les structures observées chez les Préphanérogames et les Gymnospermes à se simplifier, le terme ultime étant le cône femelle des Genévriers du groupe *Oxycedrus* ; elle est la traduction de la phylogenèse dont ces végétaux ont été l'objet, et le sont encore, au moins dans certains groupes, tels que le genre *Cephalotaxus*.

Le mécanisme de ces phénomènes, qui se déroulent encore sous nos yeux, chez les *Cephalotaxus*, suit un déterminisme très précis (fig. 42) : réduction progressive des axes ovulifères, allant jusqu'à l'ovule unique axillé par une bractée suivie de leur avortement total, avec transfert de la fonction sporogène à cette bractée.

Ce sont les axes biovulés d'ordre ultime (fig. 42 *a*) qui subissent les premières modifications ; ils sont réduits et, au lieu des 2 ovules habituels, il n'y en a qu'un seul (fig. 42 *b*), lequel, par avortement de l'axe porteur, devient sessile à l'aisselle de la bractée, rappelant l'organisation que l'on observe chez les Araucariacées. Ces structures précèdent l'avortement total du petit axe ovulifère, entraînant la disparition de l'ovule et le transfert de la fonction sporogène à la bractée axillante sous-jacente (fig. 42 *c*).

Le processus abortif et de transfert continuant, la structure aboutit à un axe d'ordre inférieur, portant des ovules insérés sur lui et non axillés par une bractée. Celui-ci sera réduit à son tour, suivant le mécanisme décrit, déterminant une nouvelle étape dans la simplification de la ramification.

Aussi, de fil en aiguille, la ramification originelle très buissonnante est ramenée, par paliers, à des états de moins en moins ramifiés, atteignant celui du cône classique des Pinacées (fig. 42 *f*), puis, comme terme final, celui d'un axe simple, portant à la base des bractées stériles et, au sommet, un certain nombre d'ovules ; il est réalisé chez *Juniperus* (sect. *Oxycedrus*) (fig. 42 *h*).

On peut également suivre admirablement les étapes de ces phénomènes chez *Picea morinda*.

Le mécanisme décrit paraît général, car nous l'avons aussi observé sur l'appareil mâle (*Cephalotaxus*).

Ce qui vient d'être exposé permet de comprendre la structure, si controversée, de l'appareil biovulé de *Ginkyo biloba*.

Les organes biovulés représentent eux aussi un état réductionnel d'un axe latéral, parfois ramifié au troisième degré (fig. 34). La structure primitive de celui-ci, qui se révèle dans des cas dits anormaux, consiste donc en un axe (A_1) court, portant des feuilles vertes faisant fonction de bractées, axillant chacune un système ramifié, dont la réduction progressive aboutit à la structure dite normale. Dans celle-ci, le pédoncule biovulé est une feuille insérée sur

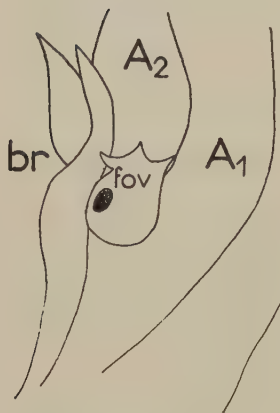


Fig. 52. — *Cephalotaxus* de Saint-Guilhem : feuilles ovulifères (fov) anormales dont le nucelle est nettement en position hypophylle.

A_1 , axe du cône ; br, feuille de A_1 , bractée d'un axe ovulifère A_2 .

un axe secondaire extrêmement réduit, ensemble homologue de l'écaille des conifères. Les rameaux courts femelles du *Ginkyo* représentent donc des cônes très primitifs. La seule différence est que, chez *Ginkyo*, la bractée est généralement une feuille verte assimilatrice ; mais on sait que, chez des Conifères paléozoïques (*Lebachia*), la bractée

était également verte et avait une consistance foliacée souple.

Chez *Ginkyo*, les phénomènes réductionnels ne vont pas plus loin que chez les Conifères. Notons, cependant, que les feuilles-bractées ébauchent parfois des mégasporanges et expriment une tendance vers un transfert de la fonction sporogène aux feuilles insérées directement sur A_1 .

Le transfert de la fonction sporogène à des feuilles originellement stériles nous a montré que le mégasporange apparaît toujours, sans exception, sur la face inférieure de la feuille (fig. 52). Ce fait semble être passé, jusqu'à présent, inaperçu. HAGERUP, dans ses dessins de coupes (fig. 53), représente correctement ce fait, mais sans en avoir été frappé ; il n'en parle pas et n'en tient pas compte, car, sur les schémas correspondants, la nucelle est toujours épiphylle.

Ce trait distingue nettement les Gymnospermes des Lycopodes, où le

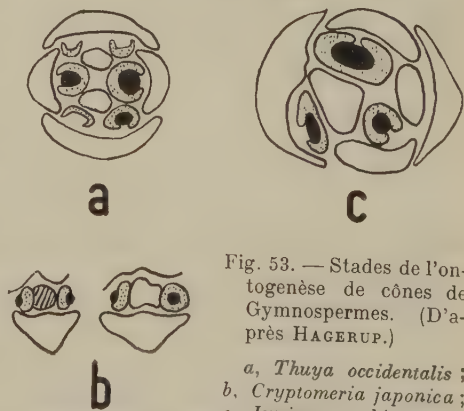


Fig. 53. — Stades de l'ontogenèse de cônes de Gymnospermes. (D'après HAGERUP.)

a, *Thuya occidentalis* ;
b, *Cryptomeria japonica* ;
c, *Juniperus sabina*.

On distingue la position hypophylle du nucelle.

sporange est épiphyllé et dont la sporophylle fertile a une tout autre origine, comme l'a montré L. EMBERGER ; les rapprochements faits entre Gymnospermes et Lycopodinéés sur les caractères des appareils reproducteurs ne sont donc pas valables.

Nos recherches montrent aussi que le tégument de l'ovule des Gymnospermes est homologue d'une seule feuille ou de portions d'une seule feuille (*Ginkgo p. p.*).

Ces remarques permettent de comprendre quel a été le développement phylogénétique de l'écaille ovulifère des Gymnospermes, à partir d'un ensemble de fourches dichotomiques du type Psilophytale. Les schémas (fig. 54) montrent comment la foliarisation ou la fertilisation de certains télomes terminaux, suivies de phénomènes de contraction et d'enveloppement des sporanges, expliquent la formation d'une écaille biovulée.

Nos observations permettent aussi d'affirmer que, chez les Conifères, toutes les structures femelles à ovules axillaires

ou épiphyllés (Araucariacées, Podocarpacees *p. p.*) représentent sans exception des cônes du type des Pinacées et sont formées, par conséquent, de bractées axillant des rameaux secondaires ovulifères, tandis que les structures à ovules, sans bractées sous-jacentes, sont des sporophylles insérées directement sur l'axe (*Juniperus*).

L'appareil reproducteur mâle est, en général, d'une construction plus simple. Le cône mâle est homologue d'une fleur ; lorsque plusieurs cônes mâles sont groupés, comme chez *Cryptomeria* ou *Cunninghamia*, ces ensembles sont homologues d'un cône femelle du type Pinacées.

Revenons maintenant au cône de *Juniperus* (sect. *Oxycedrus*) ; nous constatons que sa structure correspond exactement à la définition classique de la fleur : le cône femelle des Genévriers est une fleur unisexuée, à périanthe pluricyclique, à placentation centrale et à ovules nus.

Or il est, comme nous l'avons vu, l'aboutissement d'une phylogenèse dont les diverses structures de l'appareil femelle des Gymnospermes sont des étapes.

Les cônes des Genévriers de la section *Sabina*, des Araucariacées, Pinacées, Podocarpacees, etc., qui représentent des structures ramifiées très contractées et réduites, sont donc, par rapport au cône de *Juniperus* (sect. *Oxycedrus*) et de la fleur en général, de véritables états préfloraux, aux sens d'EMBERGER. Il y a donc, chez les Conifères, des espèces qui possèdent de véritables fleurs au sens commun du terme, aboutissement

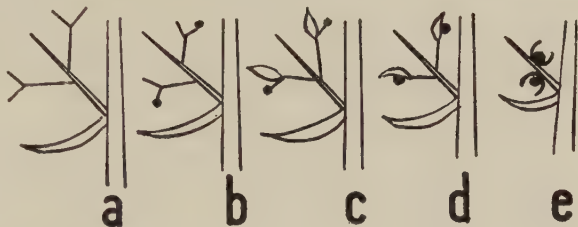


Fig. 54. — Genèse d'une « écaille » biovulée, à partir d'un ensemble de fourches dichotomiques du type Psilophytale (a). La fertilisation de certains cauloides (b), la foliarisation de certains autres (c), l'enveloppement des sporanges par une feuille (d), concomitant avec des phénomènes de contraction, aboutissent à la structure classique de l'écaille biovulée.

du développement phylogénétique de l'appareil femelle originellement très ramifié.

Il existe également des états préfloraux dans l'appareil mâle des Conifères représentés, par exemple, dans le glomérule mâle de *Cephalotaxus*. En effet, celui-ci est ramifié (fig. 7) et nous avons pu y suivre les mêmes processus de simplification tendant vers la fleur que dans l'appareil femelle.

L'ensemble de ces observations confirme les recherches récentes de FLORIN et d'HAGERUP : le cône mâle *classique* des Gymnospermes est une fleur, le cône femelle *classique* est un stade plus ramifié, qui tend vers la simplification ; c'est un état préfloral. L'étude comparée des organisations mâles et femelles de certaines Taxodiacees (*Cunninghamia*, *Cryptomeria*) conduit au même résultat, de même que l'analyse des cônes hermaphrodites de *Cupressus* et des cônes androgynes de *Picea morinda*, décrits précédemment (fig. 44).

Chez les Gymnospermes, la phylogenèse de l'appareil reproducteur aboutit donc à la fleur. Nous verrons chez les Angiospermes un enchaînement rigoureusement identique, montrant que, dans les deux grandes lignées : Gymnospermes et Angiospermes, les tendances évolutives ont été les mêmes.

Mais, dès à présent, il nous paraît intéressant de rapprocher ce que nous avons vu chez les Gymnospermes de certains faits observés chez les Angiospermes.

1° Il n'y a pas grande distance entre la fleur femelle du Genévrier commun et une fleur d'Angiosperme, comme l'ont montré HAGERUP et EMBERGER.

Les schémas que donne ce dernier illustrent une origine possible de la fleur à partir d'une organisation du type Cordaite → *Pinus* ; si la claustration des ovules fait suite à la réduction progressive d'axes secondaires, aux mécanismes de transferts, décrits plus haut, l'organisation du type Centrospermale est réalisée.

Quant au cône anormal hermaphrodite que l'on peut trouver chez *Juniperus communis*, il est proche de la fleur hermaphrodite typique des Angiospermes.

2° Certains cas tératologiques signalés par les auteurs chez les Primulacées reproduisent divers stades observés au cours de la phylogenèse des organes reproducteurs des Gymnospermes. BRONGNIART et MARCHAND ont décrit, respectivement, des fleurs de *Primula* et d'*Anagallis* présentant un bourgeon végétatif au sommet de l'axe prolongé, placentaire de la fleur. Celui-ci est comparable au bourgeon terminal des cônes prolifères de *Cryptomeria*. MARCHAND a signalé, également, la présence de bourgeons feuillés à l'aisselle des « carpelles ». Si les feuilles en étaient fertiles, le dispositif d'*Actinostrobus* serait réalisé. Parfois, enfin, la fonction sporogène incombe aux « carpelles », comme nous l'avons observé souvent pour les « bractées » des cônes de Gymnospermes. Une différence réside dans le fait que ces carpelles portent des ovules marginaux, mais n'avons-nous pas observé une position identique chez *Ginkgo biloba* ?

3° Le gynécée des Santalacées, avec ses ovules (1) portés directement par un prolongement continuant l'axe de la fleur, rappelle le cône femelle des *Juniperus* de la section *Oxycedrus*. Des recherches ultérieures seront nécessaires pour confirmer la validité de ce rapprochement.

4° Les observations faites chez les Phanérogames et les Gymnospermes laissent supposer que la définition classique de la fleur doit être révisée, qu'elle ne correspond pas à la valeur morphologique de cet organe.

5° Enfin nos recherches montrent que l'étamine peltée peut résulter de la fusion de plusieurs étamines oligosporangées (*Cephalotaxus*).

(1) Ici, les ovules sont atégumentés.

CHAPITRE II

RECHERCHES CHEZ LES ANGIOSPERMES

I. — AU SUJET DE QUELQUES INFLORESCENCES

Au début de cette étude, il convient de souligner l'identité d'organisation des rameaux inflorescentiels et des rameaux végétatifs. Comme les rameaux végétatifs secondaires, les rameaux constituant l'inflorescence sont émis à l'aisselle d'une feuille plus ou moins modifiée, en général réduite, parfois même avortée. Dans ce cas, la position originelle de ces dernières peut être reconnue grâce à celle des rameaux secondaires, disposés suivant la phyllotaxie des feuilles de la partie végétative.

Comme les rameaux végétatifs, ceux de l'inflorescence sont munis d'une ou deux préfeuilles suivant les groupes.

Parfois, même, l'inflorescence est noyée, si l'on peut s'exprimer ainsi, au milieu de l'ensemble végétatif. C'est le cas, par exemple, chez l'Ananas, où l'inflorescence portée au sommet de l'axe végétatif est surmontée par un bouquet de feuilles terminales ; mêlées à celles-ci, on peut trouver des racines. Cet apex sert à la reproduction végétative de l'espèce.

Ces faits conduisent à conclure que les inflorescences ne sont pas, à notre avis, des « organes *sui generis* », comme les interprète R. BUVAT, à la suite d'observations ontogéniques. Il est difficile d'admettre, par exemple, qu'un organe *sui generis* pourrait constituer une partie d'un axe entre deux ensembles végétatifs typiques, comme c'est le cas chez *Ananas sativus* Schult.

De même, suivant que les bractées florales sont des feuilles végétatives normales ou modifiées, nous devrions parler, dans un cas, de fleurs isolées, dans l'autre, d'inflorescence *sui generis*.

L'étude de l'inflorescence de *Piper umbellatum* L. fournira plus loin un autre exemple de l'homologie des rameaux végétatifs et reproducteurs.

Nous ne contestons pas les faits ontogéniques, mais seulement certaines déductions et transpositions sur le plan morphologique et phylogénétique.

Nous n'avons pas l'intention d'étudier ici tous les groupements de « fleurs » que l'on rencontre chez les Angiospermes ; notre choix a porté sur un certain nombre, qui nous ont paru particulièrement intéressants.

On sait que les auteurs, en particulier DE CANDOLLE, EICHLER,

distinguent des inflorescences définies et des inflorescences indéfinies, suivant que le ou les axes principaux sont ou non terminés par une fleur. Cette division, malgré son imperfection, est encore courante et admise.

Le type même des inflorescences définies est la *cyme*. Chacune des ramifications, alternes ou opposées, s'y trouve à l'aisselle des premières feuilles de l'axe précédent; dans le cas des cymes bipares, il s'agit des deux préfeuilles α et β . La position réciproque des préfeuilles, le long des ramifications, est de la plus haute importance pour l'étude de ces inflorescences, car leur position permet de déterminer l'antidromie ou l'homodromie des rameaux, encore soulignées par la vervation des sépales ou des pétales de la fleur terminale. Depuis EICHLER, on admet que, dans les cymes bipares, les rameaux développés en α et β sont hétérodromes, ce qui est généralement exact (*Helleborus foetidus* L.) [fig. 55], mais, comme nous le verrons, pas autant qu'on le pense.

En effet, nous connaissons des cymes bipares dans lesquelles les deux rameaux axillés par α et β sont homodromes entre eux, mais antidromes du rameau qui les porte. Nous avons fait cette observation sur certaines Piperacées récoltées en Côte-d'Ivoire, principalement sur *Piper umbellatum* L.

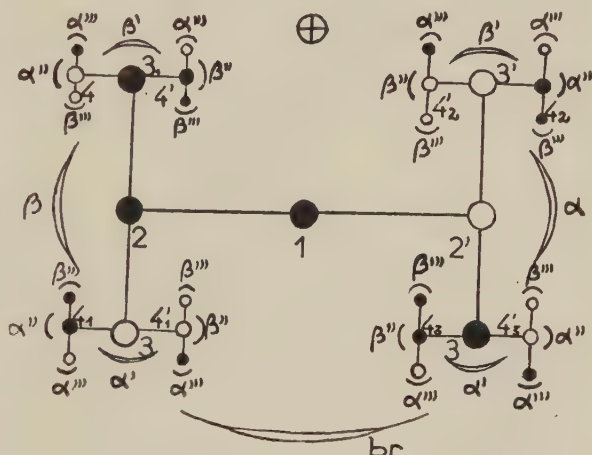


Fig. 55. — Diagramme d'une cyme bipare du type *Helleborus* à fleurs régulièrement antidromes en α et homodromes en β . L'antidromie est indiquée par une figuration différente des fleurs (en blanc et en noir).

1. — L'inflorescence de *Piper umbellatum*.

Notre attention avait été attirée sur cette espèce par la maturité très inégale des fruits à l'intérieur d'une même inflorescence. Un examen plus approfondi nous a montré que c'était la conséquence de la constitution même de l'inflorescence, cyme d'épis simples; c'est-à-dire que les épis, inflorescences de base des Pipéracées, y étaient groupés en cymes.

L'inflorescence (fig. 56 et 57), située à l'aisselle de certaines feuilles végétatives (*br*), est enveloppée, pendant sa jeunesse, par une gaine foliaire caduque, qui correspond à la préfeuille α du rameau de premier ordre A_1 .

Celui-ci est terminé par un épi; il est donc le premier formé (1). Quant à la préfeuille β , elle est réduite à un mince bourrelet.

Toutes les préfeuilles α et β des rameaux successifs ont, dans cette espèce, les formes indiquées (1).

A l'aisselle de α et de β se développent des axes de deuxième ordre.

Mais, dans le cas de *Piper umbellatum*, ils sont très différents : à l'aisselle de α , c'est un rameau végétatif (bv), tandis que celui axillé par β est identique au rameau de premier ordre ; muni de deux préfeuilles α' et β' , il est terminé par un épi (2). α' est, comme α , une spathe caduque, tandis que β' est à l'état de bourrelet.

Leur position permet de déterminer que ce rameau secondaire (2) est antidrome de celui qui le porte (1). Elles axillent toutes deux un axe de troisième ordre (3), lesquels portent chacun les deux préfeuilles α'' , β'' et α''' , β''' .

Les axes de troisième ordre sont terminés par un épi ; or l'étude de la position respective de leurs préfeuilles permet de constater qu'ils sont homodromes entre eux, mais antidromes du rameau de deuxième ordre qui les porte, ce qui est

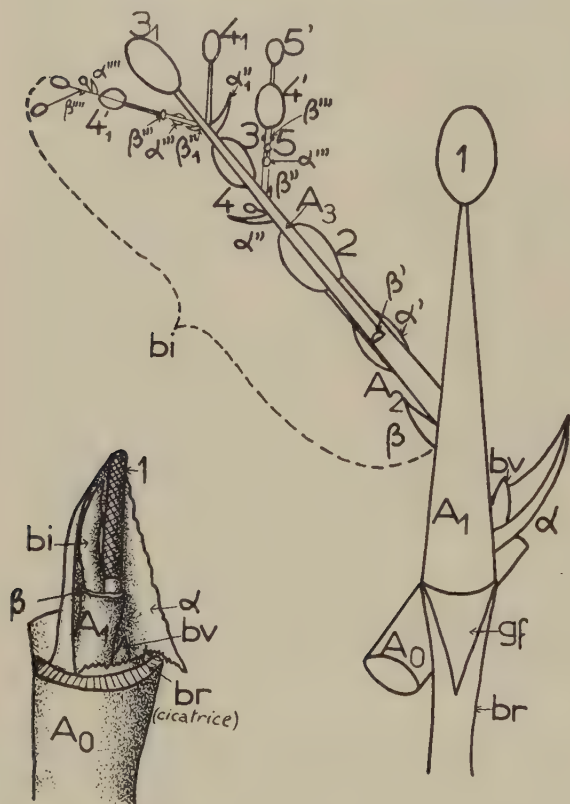


Fig. 56. — Inflorescence de *Piper umbellatum*. Elle se développe à l'aisselle d'une bractée (br) ; la préfeuille α du premier axe (A_1) de l'inflorescence sert de bractée à un bourgeon végétatif (bv), tandis qu'à l'aisselle de β se développe un bourgeon (bi) qui continue l'inflorescence. Le dessin de gauche montre bien la différence de taille entre α (déchirée pour montrer A_1) et β (simple bourrelet) ; gf , gaine foliaire.

contraire à la règle générale qui veut que les rameaux fils soient antidromes entre eux.

La même observation peut être faite pour les 4 rameaux du quatrième

(1) Notons que les préfeuilles, comme cela arrive fréquemment, ne sont pas exactement en croix, mais décalées vers l'axe émetteur (fig. 57 a). Dans la figure 57 b, nous donnons le schéma de la même inflorescence, mais après avoir placé les préfeuilles exactement en croix.

ordre, ceux-ci sont homodromes entre eux, mais antidromes des rameaux de troisième ordre, et ainsi de suite.

A partir des ramifications de quatrième ordre, l'inflorescence est favo-

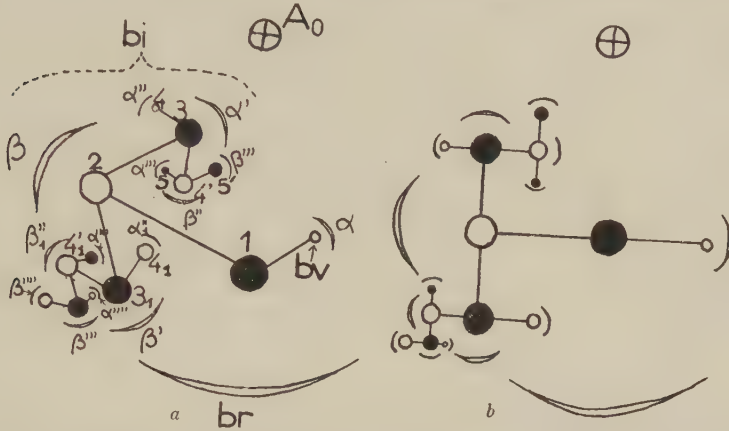


Fig. 57. — *Piper umbellatum* : diagrammes correspondant à l'inflorescence représentée fig. 56 ; en *a*, les préfeuilles sont indiquées dans leur position réelle ; en *b*, ramenées, théoriquement, dans une position rectangulaire par rapport aux bractées et axes successifs.

risée en β , comme on peut s'en rendre compte sur les diagrammes (fig. 57). Il y a une tendance vers l'uniparie, mais celle-ci ne se différencie jamais complètement (1).

A partir des données fournies par cette étude, nous avons construit (fig. 58) le schéma théorique d'une cyme bipare de *Piper umbellatum*, en supposant les ramifications également développées en α et β , pour favoriser les comparaisons avec la cyme classique. La comparaison des figures 55 et 58 montre clairement les différences.

L'inflorescence de *Piper umbellatum* est intéressante parce qu'elle ne peut donner naissance qu'à des cymes unipares scorpioides, jamais à des cymes unipares hélicoïdes. En effet, considérons, par exemple, les structures

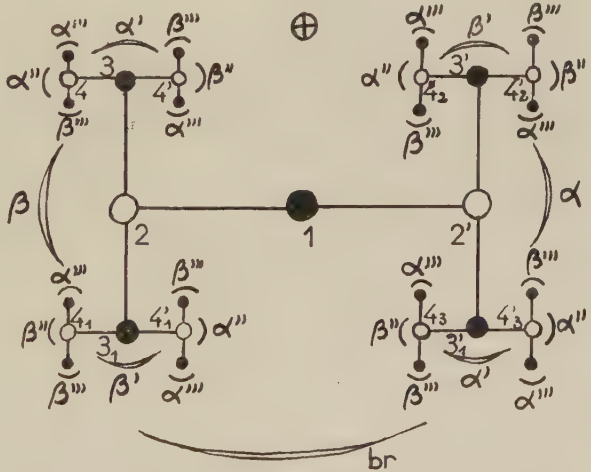


Fig. 58. — Diagramme théorique d'une cyme bipare d'après les données fournies par l'étude de *Piper umbellatum*. L'antidromie est indiquée par une figuration différente des fleurs (en blanc et en noir).

(1) Au moins dans les individus étudiés.

à l'aisselle des préfeuilles β , les rameaux en α étant avortés ; l'enchaînement des rameaux est uniquement antidrome ; nous allons donc avoir une cyme unipare scorpioïde (fig. 59). Chez *Piper umbellatum*, la tendance vers cette cyme unipare est nettement indiquée. Remarquons maintenant que, si l'inflorescence était développée seulement en α , nous obtien-

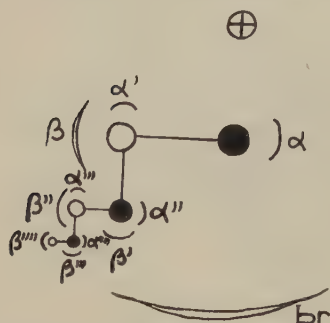


Fig. 59. — Diagramme de la cyme unipare scorpioïde dérivée de la cyme bipare du type *Piper umbellatum* (fig. 58).

driens également une cyme unipare scorpioïde. Ainsi donc la cyme de *Piper umbellatum* ne peut donner naissance qu'à des cymes scorpioïdes. Or, sachant que les Dicotylédones ne présentent qu'exceptionnellement des cymes hélicoïdes (1), on peut se demander si l'organisation trouvée chez *Piper umbellatum* n'est pas fréquente chez les Dicotylédones ; des recherches ultérieures le montreront.

2. — L'inflorescence des Amaryllidacées.

Les faits observés chez *Piper* nous ont conduit à repenser l'organisation de l'inflorescence des Amaryllidacées. Celle-ci est, comme on le sait, constituée par une cyme bipare de 2 cymes hélicoïdes ; ces 2 cymes hélicoïdes sont situées de telle façon qu'elles figurent grossièrement un S lorsqu'on en fait le diagramme (fig. 60). Or il est impossible de faire dériver une telle structure de la cyme bipare classique. Nous allons essayer de le démontrer à l'aide d'un exemple que nous avons eu la chance de rencontrer chez une Dicotylédone-Alangiacee, *Marlea begoniifolia* Roxb. L'inflorescence de cette espèce est constituée par des petites cymes qui,

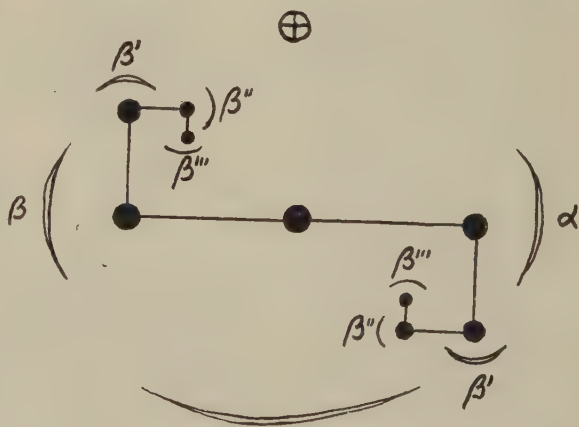


Fig. 60. — Inflorescence de *Narcissus tazetta* (diagramme).

au départ, sont tripares ou bipares. Voyons les cymes bipares (fig. 61).

L'axe A_1 est terminé par une fleur et porte 2 préfeuilles α et β , mais ces 2 préfeuilles sont entraînées par recaulescence (2) sur les axes A_2 qu'elles

(1) On connaît des cymes hélicoïdes chez les Dicotylédones, par exemple chez *Hypericum perforatum* L., chez certaines Rubiacées, etc.

(2) On parle de « recaulescence » lorsque la feuille axillante est entraînée par le produit axillé.

émettent, ce qui masque un peu la structure, mais ne laisse aucun doute sur elle. En effet, on voit très bien lequel des deux axes A_2 est inséré plus bas sur A_1 et se trouve, théoriquement, à l'aisselle de α .

De plus, les rameaux A_2 sont antidromes entre eux et celui qui est à l'aisselle de α est, à la fois, homodrome du rameau A_1 . Cette antidromie des axes conditionne tout le développement ultérieur dans l'inflorescence, comme dans la cyme bipare classique. Mais, l'inflorescence de *Marlea* étant, en même temps, favorisée et homodrome en α , il en résulte une combinaison de 2 cymes unipares hélicoïdes; celles-ci, prises dans leur ensemble, sont antidromes.

Cette organisation est très différente de celle des Amaryllidacées, où, les axes A_2 étant homodromes entre eux et de A_1 , les cymes unipares le sont également.

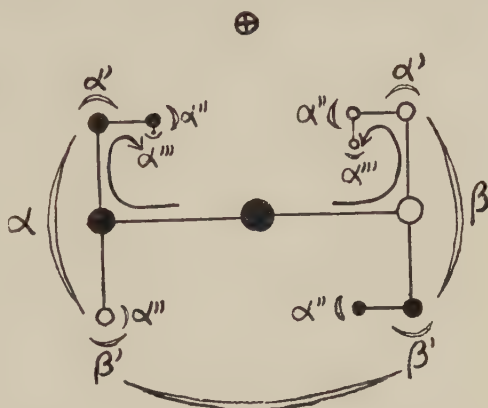


Fig. 61. — Diagramme d'une cyme bipare de *Marlea begoniifolia*. Les deux flèches indiquent la position qu'occuperait un couple de cymes unipares hélicoïdes dérivant de cette cyme bipare. L'antidromie des fleurs est indiquée par leur figuration différente (en blanc et noir).

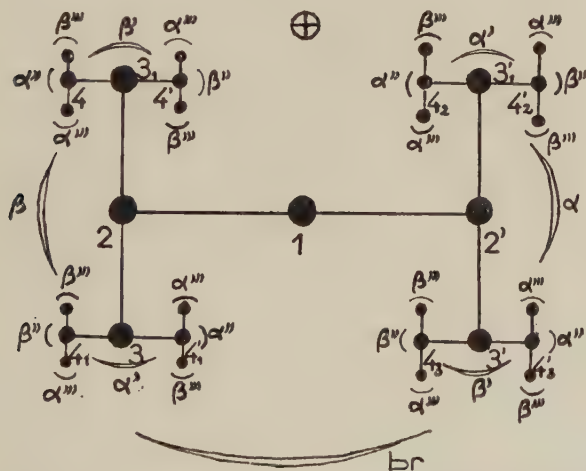


Fig. 62. — Diagramme d'une cyme bipare théorique dont les rameaux successifs sont homodromes. Un tel type, par appauvrissement, peut donner naissance à l'inflorescence de *Narcissus* (fig. 60).

L'inflorescence des Amaryllidacées ne peut donc dériver d'une cyme bipare, ni du type classique (*Hellébore*), où les axes A_2 sont antidromes, ni du type trouvé chez les Pipéracées, où les axes A_2 sont antidromes de A_1 .

Elle ne peut dériver que d'une cyme bipare à rameaux successifs homodromes. Une telle cyme que nous avons schématisée (fig. 62) n'a pas encore été trouvée dans la nature. Elle ne peut donner naissance qu'à des cymes hélicoïdes, jamais à des cymes scorpioides. Notons que ces dernières sont très rares chez les monocotylédones (1).

(1) On connaît, par exemple, des cymes scorpioides chez des Commelinacées.

3. — Conclusions de l'étude des cymes de Pipéracées et d'Amaryllidacées

Nos observations sur les inflorescences cymeuses nous conduisent, en définitive, aux conclusions suivantes :

a. Il existe trois types fondamentaux de cymes bipares :

α. La *cyme bipare classique*, avec ses axes régulièrement et alternativement antidromes en α ou en β suivant les cas (fig. 55); cette inflorescence, évoluant en cyme unipare, peut donner naissance soit à des cymes unipares

scorpioïdes, soit hélicoïdes. A ce dernier type de cyme se rattache celle de *Marlea* (Alangiacée) [fig. 61] où l'inflorescence est une cyme bipare, au début, évoluant en cymes unipares hélicoïdes (donc où toutes les fleurs sont homodromes) antidromes.

β. La *cyme bipare* du type « *Piper umbellatum* », inflorescence nouvelle, avec axes fils homodromes entre eux, mais antidromes de l'axe père (fig. 58). Cette structure existe aussi chez les Passifloracées (1). Ce type, évoluant en cyme unipare, ne peut donner naissance qu'à des cymes unipares scorpioïdes.

γ. La *cyme unipare double*, entièrement homodrome, qui ne peut dériver que d'un type bipare, lui aussi entièrement

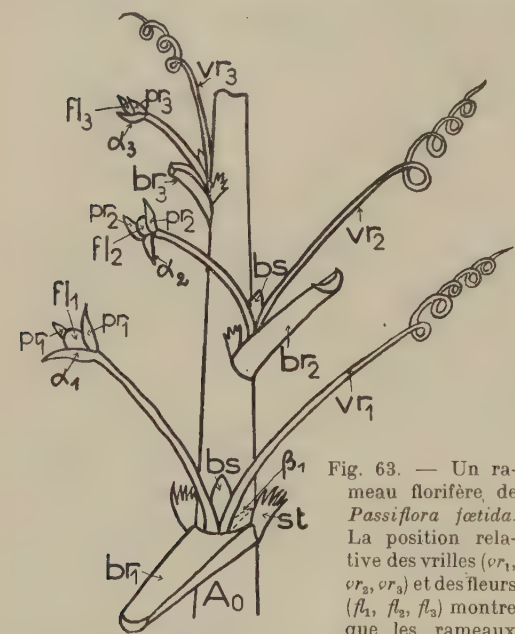


Fig. 63. — Un rameau florifère, de *Passiflora foetida*. La position relative des vrilles (vr_1 , vr_2 , vr_3) et des fleurs (fl_1 , fl_2 , fl_3) montre que les rameaux successifs portés

par l'axe principal (A_0), à l'axille des feuilles (br_1 , br_2 , br_3), sont homodromes.

homodrome (fig. 62), mais qui n'a pas encore été trouvé dans la nature. La réduction de cette cyme théorique ne peut naturellement jamais donner naissance à des cymes scorpioïdes.

La supposition de l'existence d'une cyme bipare entièrement homodrome confirme l'interprétation d'EICHLER : la spathe enveloppant l'inflorescence des Amaryllidacées est le résultat de la concrescence des 2 préfeuilles de l'axe de l'inflorescence.

(1) Nous avons remarqué, chez *Passiflora foetida* L., que la position relative du pédoncule floral et de la vrille, qui se développent à l'axille des feuilles, était toujours la même lorsqu'on s'adressait au même rameau (par exemple A_0 , fig. 63). Ce fait suggère l'idée, confirmée plus loin par l'étude de l'inflorescence, que les bourgeons successifs portés par l'axe sont homodromes.

Par contre, les rameaux secondaires développés à partir de chacun des bourgeons sériaux supérieurs (bs, fig. 63) présentent, à l'axille de leurs feuilles, des ensembles pédoncule floral-vrille, dont la disposition est constamment inverse de ceux de la tige émettrice. Ils sont donc homodromes entre eux et antidromes de ceux de l'axe père.

b. Les cymes unipares scorpioides peuvent avoir deux origines : l'une étant la cyme bipare classique; l'autre, la cyme bipare du type *Piper umbellatum*. Dans le cas où, seule, la structure unipare existe, il est impossible de savoir quelle est la cyme bipare originelle, ce qui n'est pas sans intérêt pour nos spéculations phylogénétiques.

4. — L'inflorescence des Plombaginacées.

Les cymes de ces plantes, habituellement plus ou moins lâches, sont parfois très contractées en inflorescences denses, capituliformes. L'une de ces inflorescences contractées nous a paru avoir un intérêt particulier, celle des Plombaginacées.

Nous avons été conduit à cette étude par des préoccupations de systématique au sujet du genre *Statice* L. (*Armeria* Willd.). Les clés des flores, dans la détermination des espèces, invoquent souvent des caractères de « bractéoles ». Il nous est apparu que la systématique des *Statice* serait éclairée si on arrivait à reconnaître la valeur de ces bractéoles, c'est-à-dire si on arrivait à déterminer la structure de l'inflorescence de ces plantes.

Le problème a pu être résolu en étudiant le genre *Limonium* Adanson (*Statice* L., *pro parte*), dont l'inflorescence est moins contractée que celle des *Statice* L. (*Armeria* Willd.).

1° L'inflorescence des *Limonium*. — Nous commencerons l'exposé par l'étude de *Limonium bellidifolium* (Gouan) Kuntze. On sait que, dans beaucoup d'espèces du genre *Limonium*, l'inflorescence est très rameuse, les rameaux du sommet, seuls, étant florifères. L'inflorescence est plus ou moins brisée, évoquant un enchaînement sympodique. En réalité, celui-ci n'existe que dans les ramifications du sommet qui portent les fleurs, les autres parties, plus bas, non florifères, étant monopodiques (pseudo-sympodiques) ; la position des bractées ne laisse aucun doute à cet égard.

Voyons les parties florifères proprement dites. Leur axe principal A_0 (fig. 64) est brisé, ce qui lui donne l'aspect d'une cyme, ressemblance encore accentuée par l'unilatéralité de l'inflorescence due à des torsions secondaires des inflorescences élémentaires. En réalité, il s'agit d'un monopode, axe unique portant des feuilles, dans un ordre phyllotaxique, malheureusement difficile à déterminer à cause des déformations secondaires. Nous avons donc affaire à une grappe d'inflorescences élémentaires, parfois réduites à une fleur, chez *Limonium graminifolium* (*Statice graminifolia* Ait.), par exemple. Celles-ci sont, comme nous allons le voir, de petites cymes unipares hélicoïdes. A l'aisselle des bractées de l'axe principal de la partie florifère se développent des axes secondaires portant 2 préfeuilles qui sont originellement en croix, mais qui, du fait des déplacements secondaires, sont situées presque dans le plan axe-bractée. Sur le

schéma de la figure 65, nous avons figuré, en pointillés, la position normale; en trait plein, la position réelle. Il est très facile de repérer la position relative de ces 2 préfeuilles sur les rameaux les plus bas, car elles sont insérées à des niveaux différents. La préfeuille α est toujours membraneuse, petite, tandis que β est à peu près trois fois plus grande et n'est membraneuse que sur les bords. Nous observons ici une accentuation de ce que l'on peut constater dans l'appareil végétatif, où α était également réduite par rapport

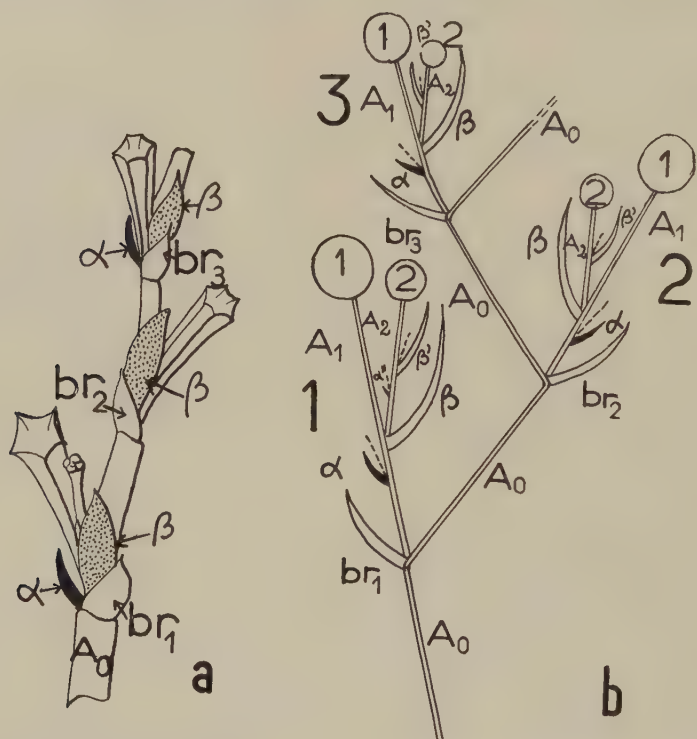


Fig. 64. — a, portion d'inflorescence de *Limonium bellidifolium*; b, représentation schématique.

à β . Cette différence de taille des préfeuilles α et β est très nette aussi, chez *Limoniastrum monopetalum* (L.) Boiss. (fig. 66), où l'inflorescence élémentaire est réduite à une fleur.

Par contre, chez certains *Limonium* [*L. glumacea* (*Statice glumacea* Jaub. et Spach), *L. acerosum* (*Statice acerosum* Willd.)] α et β de l'inflorescence élémentaire sont sensiblement égaux.

Appelons A_0 (fig. 64) l'axe général florifère, A_1 étant l'axe de l'inflorescence élémentaire. Ce dernier, après avoir porté les deux préfeuilles α et β , se termine par une fleur (1). A l'aisselle de β se développe un axe A_2 qui porte 2 préfeuilles α' et β' orientées comme α et β . A_1 et A_2 sont donc 2 rameaux homodromes. α est ici très peu développé; c'est une petite écaille membraneuse, à peine égale au dixième de β . A_2 se termine par la

fleur 2. β' axille parfois un axe A_3 , portant 2 préfeuilles et se terminant par la fleur 3 : c'est ce que nous avons figuré sur le diagramme (fig. 67).

Nous avons donc, ici, une petite cyme hélicoïde développée en β . Dans

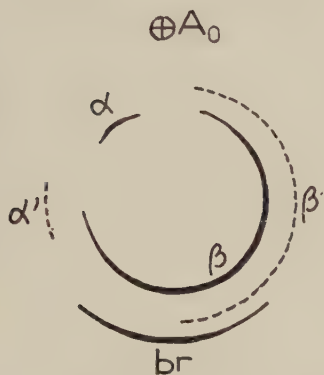


Fig. 65. — Diagramme montrant la position réelle (en trait plein) et théorique normale (en pointillé) des préfeuilles des axes secondaires (A_1) de l'inflorescence de *Limonium bellidifolium*.

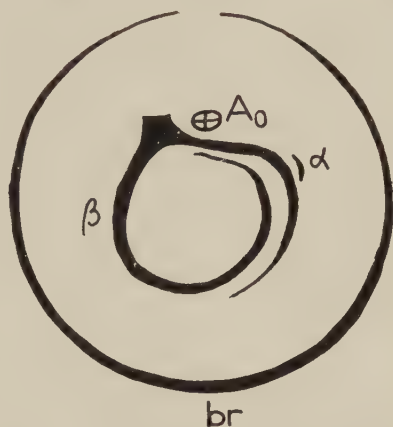


Fig. 66. — *Limoniastrum monopetalum* : diagramme montrant la position et la grandeur relatives des préfeuilles (α et β) des axes secondaires de l'inflorescence.

certains cas, assez fréquents, α est réduit à zéro, ainsi que les préfeuilles β d'ordre supérieur. En outre, la ramification en β peut ne pas se développer. Dans ce cas, A_1 et la fleur 1 sont solitaires ; il y a une cyme réduite à une seule fleur.

Nous avons remarqué, en outre, que le déplacement secondaire intéressant les préfeuilles de l'axe A_1 , qui porte la fleur 1, amenant β en position presque épibractéale, est limité à cet axe ; les fleurs suivantes ont leurs préfeuilles en position normale, c'est-à-dire en croix (fig. 67 a).

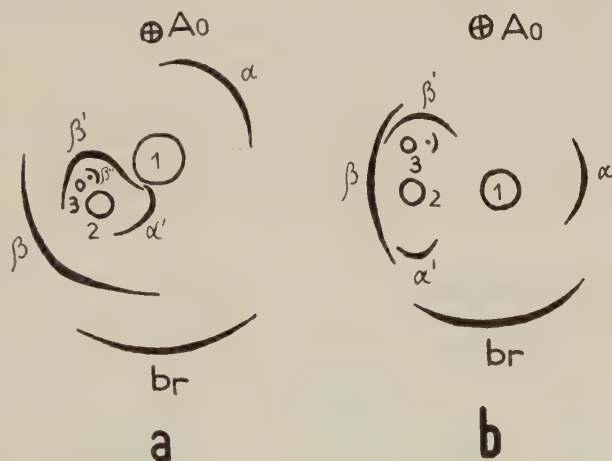


Fig. 67. — Position réelle (a) et normale théorique (b) des préfeuilles et des fleurs dans l'inflorescence élémentaire de *Limonium bellidifolium*.

Notons, enfin, que les petites cymes unipares hélicoïdes, portées par le rameau florifère (A_0), sont régulièrement antidromes.

2° *L'inflorescence des Statice L. (Armeria Willd.)*. — La structure de l'inflorescence des *Statice* est essentiellement la même que dans le genre *Limonium*, la différence étant la forte contraction de l'inflorescence des *Statice*. Dans ce genre, en effet, il y a une grappe contractée capituliforme de cymules élémentaires. Quand on dissèque un capitule de *Statice*, on constate qu'il y a, à l'extérieur, des feuilles bractéiformes plus ou moins scarieuses et dont la taille et l'épaisseur s'amenuisent vers l'intérieur. Le centre est occupé par les inflorescences élémentaires ; celles-ci présentent chacune, du côté de la périphérie du capitule (fig. 68), une pièce que l'on pourrait être tenté de considérer comme bractée mère, en raison de sa situation fréquemment plus ou moins épiradiale, mais qui est, en réalité, la préfeuille β déplacée par une torsion secondaire. Sa forme est différente de celle des pièces bractéiformes (*br*).

Fig. 68. — Portion d'inflorescence de *Statice*, montrant la position épi-bractéale de la préfeuille β .

La suite montre que l'inflorescence élémentaire de *Statice* (fig. 69) est bâtie sur le même type fondamental que celle de *Limonium*, la préfeuille β y ayant sa place normale, avec la nuance que, chez *Statice*, toutes les préfeuilles α avortent régulièrement. Cependant, dans l'une des espèces examinées, *St. multiceps* (*A. multiceps* Wallr.), α était parfois présent, comme chez les *Limonium* ; dans ce cas, l'identité des deux inflorescences est complète.

En conséquence, les bractéoles des auteurs sont, en réalité, les préfeuilles β des fleurs des cymules. Ces préfeuilles, comme dans toutes les cymes, servent de bractées.

Nous avons observé que, chez certaines espèces (*St. pinifolia* [*Armeria pinifolia* (Brot.) Hoffg. et Link], *St. pungens* Hoffg. et Link), les bractéoles sont absentes. Dans sa *Flora de Portugal*, PE-

REIRA COUNTINHO signale qu'une squamule rudimentaire se développe, parfois, dans l'inflorescence de *St. pinifolia* ; il décrit, en outre, trois formes de *St. pungens* : forme *typica*, à bractéoles nulles ; forme *fasciculata* (Dav.), à bractéoles rudimentaires ; forme *intermedia* (Dav.), à bractéoles développées.

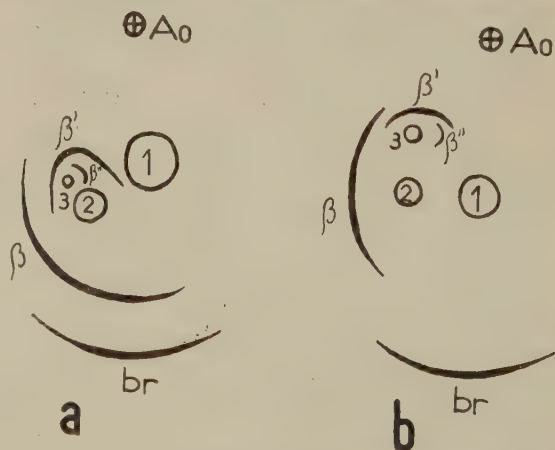


Fig. 69. — *Statice* : diagramme de l'inflorescence élémentaire. a, position réelle des préfeuilles ; b, position théorique normale de celles-ci.

Lorsque le capitule est dépourvu de bractéoles, la position respective des fleurs, sur le réceptacle, permet de déterminer qu'elles sont groupées en petites inflorescences. Nous sommes donc ici en présence d'un cas remarquable de réduction ayant porté sur les pièces stériles de l'inflorescence, qui ont disparu. Comme les préfeuilles α sont déjà régulièrement absentes, les espèces précitées se trouvent ainsi être dépourvues de 2 préfeuilles, et les bractées involucales axillent donc de petites cymes nues.

Au sommet même du capitule, les bractées elles-mêmes ont avorté, de telle sorte qu'il est occupé par un « glomérule » terminal de petites inflorescences, sans la moindre pièce végétative. On comprend que leur valeur serait très difficile à établir si l'on n'avait pas auparavant étudié des *Limonium* et d'autres *Statice*.

*
* *

Ainsi, les Plombaginacées sont un bon exemple pour montrer les phénomènes de contraction et d'avortement dont les inflorescences peuvent être le siège.

Dans cette famille, ces phénomènes ne vont jamais assez loin pour aboutir à une fleur, au sens commun du terme.

Est-il même possible, lorsqu'on est en présence d'une fleur solitaire, de reconnaître, en l'absence des termes de passages, si elle est l'étage ultime d'une phylogenèse ? Le problème, on le devine, n'est pas facile à résoudre. C'est possible cependant, dans certains cas, et nous avons eu la chance de trouver d'excellents sujets de démonstration dans plusieurs groupes, dont il va être question dans les chapitres suivants:

II. — DE L'INFLORESCENCE A LA FLEUR

1. — Les Passifloracées.

Nous avons pu étudier beaucoup de Passifloracées vivantes, lors de notre séjour en Côte-d'Ivoire, où cette famille est bien représentée. Nous avons observé également des échantillons d'herbier. Nos recherches ont porté sur les genres *Crossostemma*, *Adenia*, *Taxsonia*, *Passiflora*. La clef de la solution recherchée est dans la vrille, qui est inséparable de l'appareil floral.

Rappelons que G. DE SAINT-HILAIRE, DE CANDOLLE, LINK, MOHL pensent que la vrille est un pédoncule floral modifié. Pour MASTERS, vrille et pédoncule floral se forment par dichotomie d'un rameau de second ordre. EICHLER et WYDLER sont d'avis que la vrille est un axe de second ordre portant 1 ou 2 préfeuilles, entraînées secondairement sur les pédoncules floraux. L'involucre de la fleur serait, à leur avis, constitué par l'une de ces préfeuilles entraînées et ses 2 préfeuilles normales. La fleur est donc

un axe de troisième ordre axillé par l'une des préfeuilles, déplacée, de l'axe de second ordre.

ØRSTED, après une étude ontogénique de *Passiflora racemosa*, pense que la vrille est un axe.

DARWIN affirme que la vrille est un axe latéral fixé sur le pédoncule floral.

Enfin, récemment, HAGERUP, après étude de 11 espèces de *Passiflores* vivantes et d'un certain nombre d'espèces conservées en herbier, est arrivé à la conclusion que la vrille de *Passiflora* est constituée de deux parties : l'une basilaire et caulinaire, l'autre supérieure, foliaire. Elle serait identique à une vrille simple de Cucurbitacée.

1° *L'inflorescence de Crossostemma laurifolium Planch.* — Les feuilles végétatives de cette espèce, comme chez beaucoup de *Passifloracées*, axillent des bourgeons sériaux, en général deux. L'inflorescence est une cyme bipare typique. Elle se développe à partir du bourgeon sérial inférieur (fig. 70). La fleur 1 de l'inflorescence axillée par *br* est parfaitement développée. Elle porte ses deux préfeuilles, en croix. Celles-ci axillent les pédoncules de 2 fleurs n° 2 portant chacune ses propres préfeuilles, α' et β' , et ainsi de suite. Le nombre de fleurs est néanmoins assez limité; nous avons constaté au maximum 7 fleurs. Un

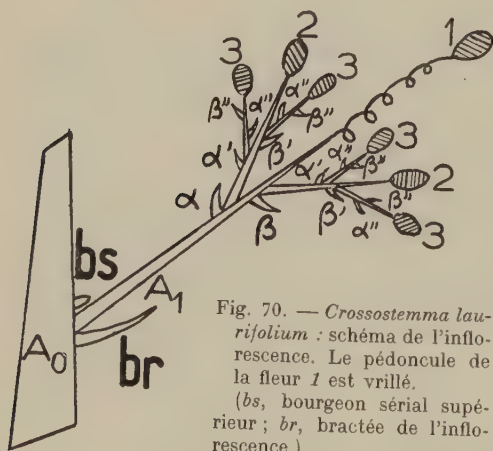


Fig. 70. — *Crossostemma laurifolium* : schéma de l'inflorescence. Le pédoncule de la fleur 1 est vrillé.
(bs, bourgeon sérial supérieur; br, bractée de l'inflorescence.)

fait intéressant est à signaler: le pédicelle de la fleur 1, au-dessus de ses 2 préfeuilles α et β , a tendance à devenir une vrille et sert d'organe de préhension. À côté de ces vrilles, cette espèce en possède d'autres, qui ont la même origine, mais qui se distinguent par l'absence de fleur à leur extrémité et par des préfeuilles très réduites ou absentes. À l'aisselle de ces préfeuilles se développe parfois un petit rudiment stérile. Ainsi, suivant les cas, le bourgeon sérial inférieur donne naissance soit à une cyme bipare pauciflore, soit à une vrille munie de 2 préfeuilles écailleuses, soit à une vrille nue.

Quant au bourgeon sérial supérieur, il assure la ramification de l'espèce, en donnant naissance à une tige identique à celle qui le porte. Cependant, vers le sommet des tiges, il émet parfois, lui aussi, un rameau A_1 , portant une inflorescence construite sur un schéma identique, mais plus contractée que celle précédemment étudiée.

Un fait général est à signaler : qu'il soit émis par le rameau A_0 , ou par un rameau A_1 contracté (issu du développement du bourgeon supérieur

d'une série), le bourgeon inférieur d'une série ne porte, au maximum, que 2 préfeuilles végétatives (les 2 préfeuilles écailleuses). Celles-ci servent de bractée aux fleurs n° 2 des cymes bipares, ou bien, à leur aisselle, il ne se développe, au plus, que des rudiments stériles ; dans ce dernier cas, elles sont placées sur des vrilles.

2° *L'inflorescence des Adenia.* — Chez *Adenia lobata* Engl., comme chez *Crossostemma*, on observe, à l'aisselle des feuilles normales,

2 bourgeons sériaux : l'un d'eux, le supérieur, donne naissance à un rameau de même structure que celui qui le porte ; l'autre, l'inférieur, se développe en rameau inflorescentiel. Ce dernier est curieux, en ce sens qu'il est en même temps appareil de fixation. On dirait même, à première vue, que c'est ce dernier qui porte l'inflorescence. En effet, le rameau central A_1 est constitué par une partie rectiligne (fig. 71 a) non vrillée, portant 2 préfeuilles α et β , à l'aisselle desquelles se développent d'autres rameaux. Au-dessus de ces préfeuilles, le rameau est en vrille (vr_1). L'enroulement de la vrille est ou entièrement dans un seul sens, ou bien successivement dans les deux sens opposés. Les

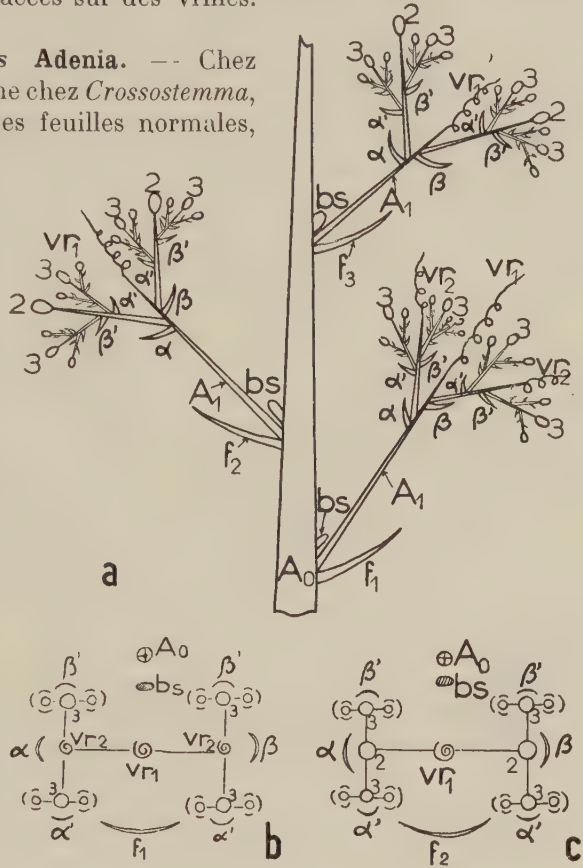


Fig. 71. — *Adenia lobata*.

a, fragment de rameau (A_0) porteur de divers types d'inflorescence à l'aisselle de feuilles (f_1 , f_2 , f_3) ; b, diagramme de l'inflorescence développée à l'aisselle de f_1 ; les fleurs 1 et 2 sont remplacées par des vrilles (vr_1 , vr_2) ; c, diagramme de l'inflorescence développée à l'aisselle de f_2 ; la fleur 1 est remplacée par une vrille (vr_1) ; (bs, bourgeon sérial supérieur.)

rameaux qui naissent à l'aisselle des préfeuilles α et β (fig. 71) ont parfois, mais rarement, la même structure que le rameau A_1 ; ils présentent, dans ce cas, une partie rectiligne jusqu'aux préfeuilles α' et β' et, au-dessus, ils sont en vrille (fig. 71 a et b, vr_2 , dans l'inflorescence développée à l'aisselle de f_1). La plupart du temps, au lieu d'être terminés par une vrille, ils le sont par une fleur 2. C'est ce qui existe dans les inflorescences développées à l'aisselle de f_2 et f_3 (fig. 71 a) ; le diagramme de la figure 71 c

reproduit une telle inflorescence. Chacun des rameaux secondaires porte, à son tour, 2 préfeuilles, α'' et β'' , à l'aisselle desquelles se développent des rameaux tertiaires, tous terminés par une fleur. Il en sera désormais toujours ainsi. Il y a donc, chez *Adenia lobata* Engl., dans le cas le plus général, une inflorescence constituée par un rameau principal en vrille et, de part et d'autre de ce dernier, en α et β , 2 cymes bipares dont les rameaux secondaires et tertiaires sont eux-mêmes terminés par une fleur ou une vrille.

Rapprochons ces observations de celles faites chez *Crossostemma laurifolium*. Dans cette espèce, les inflorescences sont, nous l'avons vu, des

cymes bipares présentant toujours une fleur terminale ; dans certains cas cependant, nous avons noté pour la fleur 1 une tendance du pédoncule à s'enrouler comme une vrille.

La comparaison avec l'inflorescence d'*Adenia lobata* nous amène à conclure que les vrilles de cette dernière espèce sont, en réalité, des pédoncules floraux dont la fleur a avorté.

En définitive, chez *Adenia lobata*, il y a une cyme bipare typique ; mais la fleur 1 de cette inflorescence avorte toujours, son pédoncule étant transformé en vrille. Le même phénomène peut être

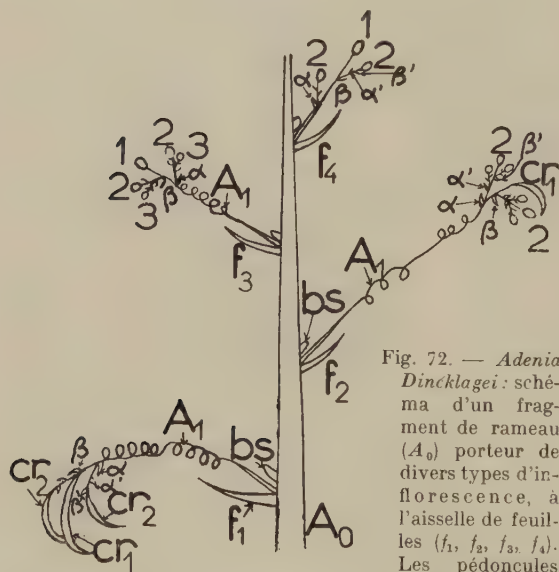


Fig. 72. — *Adenia Dincklagei*: schéma d'un fragment de rameau (A_0) porteur de divers types d'inflorescence, à l'aisselle de feuilles (f_1, f_2, f_3, f_4). Les pédoncules des inflorescences

(A_1) peuvent être vrillés. Certaines fleurs sont remplacées par des « crochets » (cr_1, cr_2) ; (bs , bourgeon sérial supérieur.)

observé aussi, mais plus rarement, pour les fleurs 2. Le nombre de fleurs dans les inflorescences est relativement élevé ; il est plus grand dans les inflorescences mâles que dans les inflorescences femelles.

Dans une autre espèce d'*Adenia*, *A. Dincklagei* Hutch. et J. M. Dalz., l'organisation inflorescentielle rappelle, par certains traits, celle de *Crossostemma*, par d'autres celles d'*Adenia lobata* ; certains traits, enfin, lui sont propres.

Elle rappelle *Crossostemma* en ce sens que le bourgeon sérial supérieur donne parfois naissance à des rameaux inflorescentiels, mais plus contractés et à croissance limitée. Certaines inflorescences secondaires sont constituées comme chez *Crossostemma*, par une cyme bipare, dont la fleur terminale est bien développée ; c'est ce que l'on observe pour celles qui sont situées à l'aisselle des feuilles f_3 et f_4 (fig. 72).

L'organisation, dans d'autres cas, s'apparente à celle d'*Adenia lobata*, en ce sens que la fleur terminale d'une inflorescence ne se développe pas. Elle est remplacée par un appareil de fixation spécial, organe à croissance limitée que nous avons appelé un *crochet*, c'est le cas, par exemple, de l'inflorescence développée à l'aisselle de f_2 (fig. 72). Parfois les fleurs n° 2 sont, elles aussi, transformées en crochet (cr_2). On observe aussi des vrilles dans cette espèce, mais ici c'est le pédoncule de l'inflorescence qui est vrillé, au-dessous des préfeuilles α et β . On retrouve les mêmes crochets chez *A. cissampeloides* Harms.

Chez *Adenia tenuispira* Hutch. et J. M. Dalziel interviennent des phénomènes de contraction. L'inflorescence (fig. 73) est construite sur le même schéma qu'*Adenia lobata* (fig. 71 c), ainsi qu'on peut s'en rendre compte en comparant les diagrammes. Mais cette espèce s'en distingue par la contraction de l'inflorescence, qui est tassée à l'aisselle de la feuille bractée (*br*), et par l'inflorescence à fleurs beaucoup moins nombreuses ; très souvent il n'y a, outre la vrille centrale, que 2 fleurs.

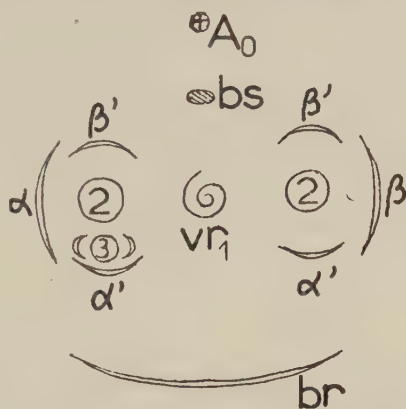


Fig. 73. — Diagramme d'une inflorescence élémentaire d'*Adenia tenuispira*. La fleur 1 est remplacée par une vrille (vr_1). (*bs*, bourgeon sérial supérieur.)

3° *L'inflorescence des Taxsonia et Passiflora*. — L'inflorescence de *Taxsonia* rappelle beaucoup la structure la plus réduite observée chez *Adenia tenuispira*. L'espèce que nous avons examinée n'a malheureusement pas pu être déterminée (1). Deux fleurs longuement pédonculées sont situées de part et d'autre d'une vrille centrale et insérées étroitement à l'aisselle de la feuille bractéale. On pourrait être tenté d'interpréter les 2 pédoncules floraux et la vrille comme étant issus de 3 bourgeons collatéraux. En effet, à première vue, il n'y a pas de bractée à la base des pédoncules floraux. En réalité, il n'en est rien, car au-dessous du calice de la fleur se trouve un involucre trifolié. L'une des feuilles de celui-ci, dirigée vers l'extérieur, est manifestement la préfeuille de l'axe A_1 constitué par la vrille, mais cette bractée est déportée longuement sur l'axe floral, qu'elle axille, et elle forme, avec les 2 préfeuilles de cet axe, l'involucre trifolié. Le diagramme (fig. 74) montre bien la position de ces diverses pièces.

Ainsi, la structure que nous venons de décrire est-elle très comparable à celle d'une inflorescence pauciflore d'*Adenia tenuispira*, mais, chez *Taxsonia*, les préfeuilles de l'axe A_1 (vrilles) sont déportées sur l'axe floral qu'elles sous-tendent.

(1) Cette espèce a été récoltée par FUNK et SCHLEIM en Nouvelle-Grenade.

Une structure analogue existe chez certaines espèces de *Passiflora*. Suivant l'espèce envisagée, les préfeuilles α et β de l'axe A_1 sont plus ou moins éloignées des préfeuilles α' et β' , de sorte qu'il n'y a pas encore un involucre. C'est le cas, par exemple, de *Passiflora mexicana* Juss., *P. mollis* R. Br., *Taxsonia trinervis* Juss. De plus, dans ces exemples, ces pièces sont très réduites, alors que chez le *Taxsonia* étudié plus haut et chez *Passiflora fœtida* L., par exemple, elles sont très grandes.

Cette constatation va nous permettre de déterminer, sans contestation possible, nous semble-t-il, la valeur de la vrille des *Passiflora* du type *P. cœrulea* L., *P. fœtida*, étudiées par EICHLER et HAGERUP. Chez *P. fœtida*,

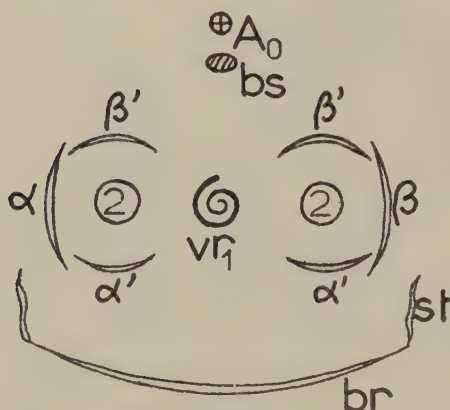


Fig. 74. — Diagramme de l'inflorescence de *Taxsonia*. La fleur 1 est remplacée par une vrille (vr_1) ; (bs , bourgeon sérial supérieur ; st , stipule.)

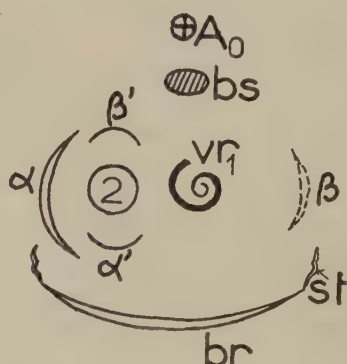


Fig. 75. — Inflorescence biflore de *Passiflora fœtida*. La fleur 1 est transformée en vrille (vr_1). La préfeuille β est, en général, avortée. (bs , bourgeon sérial supérieur ; st , stipule.)

nous avons vu qu'à l'aisselle d'une bractée mère (fig. 75, br) se développent 2 bourgeons sériaux : l'inférieur, comme chez les autres Passifloracées étudiées, donnera naissance au complexe, appareil fixateur et reproducteur.

Mais, ici, cet ensemble n'est formé que par une vrille (vr_1) et une seule fleur (2) ; sous le calice floral se trouve l'involucre trifolié (α , α' , β') déjà signalé chez *Taxsonia* et certaines espèces du genre *Passiflora*.

Ainsi, compte tenu de ce que nous avons exposé, la structure de *Passiflora fœtida* apparaît comme un stade réductionnel d'une cyme bipare du modèle décrit chez *Crossostemma*. L'étude comparative de l'ensemble reproducteur et fixateur des Passifloracées nous a conduit à la solution donnée par G. DE SAINT-HILAIRE, A.-P. DE CANDOLLE, LINK, MOHL, et à rejeter les explications formulées par les autres auteurs.

D'autres détails permettent de confirmer notre conclusion. Par exemple, parfois chez *P. fœtida* nous avons pu observer que la vrille portait une deuxième préfeuille β , stérile celle-ci, d'ailleurs assez peu développée. Il y

a plus; récemment, une de nos élèves, M^{lle} S. LIEUZÈRE, observant les vrilles et crochets de diverses espèces, a pu constater l'intérêt de l'étude de leurs extrémités. En effet, tout à fait à leur sommet, elle a pu déceler les primordia avortés des sépales floraux (fig. 76). Dans certains cas même,

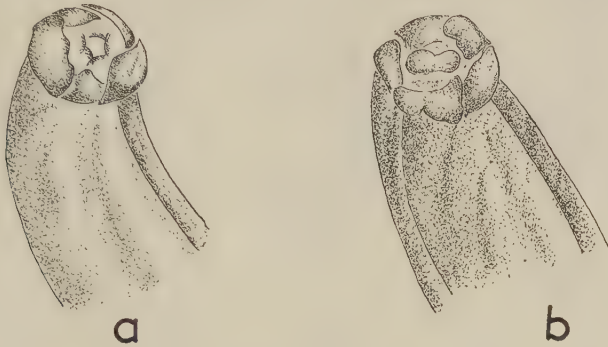


Fig. 76. — Apex de vrilles de Passifloracées.

a, *Adenia lobata* ; *b*, *A. Dinklagei*. (D'après S. LIEUZÈRE, observations inédites.)

il était possible de déterminer leur ordre d'apparition ; dans d'autre cas, l'ensemble était plus ou moins irrégulier.

Ainsi, l'étude comparative des inflorescences des Passifloracées montre le chemin qu'elles ont parcouru à partir de la cyme bipare multiflore (type *Crossostemma*), pour arriver à l'inflorescence biflore de *Passiflora foetida*, où la fleur terminale est remplacée par une vrille, en passant par la cyme bipare à fleur terminale transformée en vrille (type *Adenia lobata*).

La vrille est le point de repère qui nous a permis de résoudre ce problème.

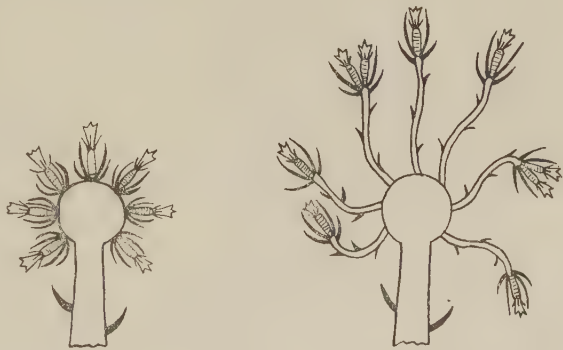


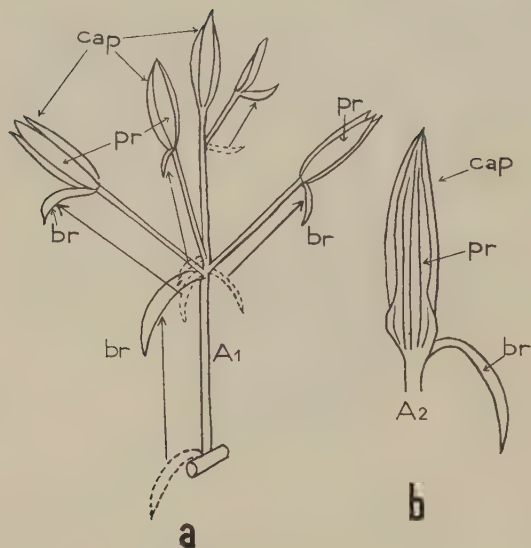
Fig. 77. — Inflorescences d'*Echinops*.

a, normale ; les capitules élémentaires sont sessiles ; *b*, tératologique ; les capitules élémentaires sont pédonculés, certains sont biflores. (D'après FEDOROV.)

2. — Les Composées.

Des phénomènes de réduction du nombre de fleurs dans l'inflorescence sont particulièrement nets chez certaines Composées. L. EMBERGER a déjà parlé à leur sujet, en qualifiant le capitule d'état préfloral. Dans le genre *Echinops*, il est uniflore ; en d'autres termes, le capitule y est devenu une fleur.

Cette appréciation est justifiée par les observations récentes de FEDOROV.

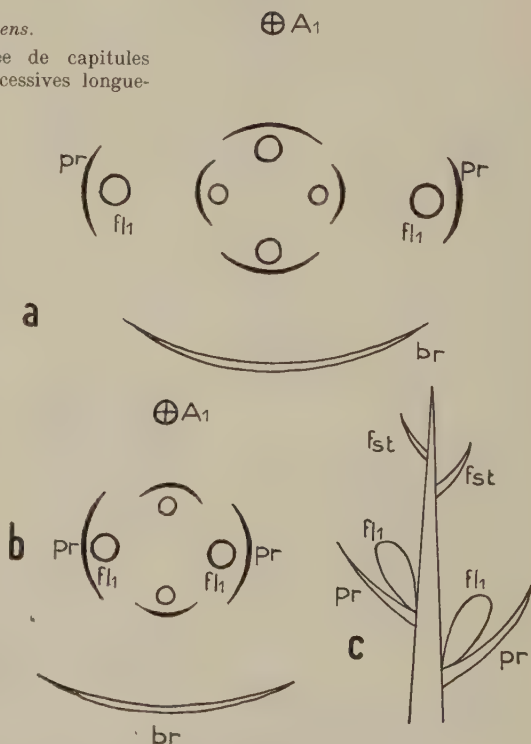
Fig. 78. — *Mikania scandens*.

a, fragment d'inflorescence composée de capitules (cap) ; on remarquera les bractées successives longuement entraînées sur le produit axillaire ; la position primitive est indiquée en pointillés ; b, un capitule isolé et sa bractée (br) entraînée jusqu'au niveau de l'involucre. (pr, préfeuille.)

compliquée par le fait que leurs bractées (br) sont longuement entraînées sur les tiges qu'elles axillent. Les bractées br axillant des pédicelles de capitules (A_2) sont, à leur tour, charriées sous les capitules (cap) et forment, avec les 2 préfeuilles (pr) de leur axe (A_2), le premier rang de l'involucre. Le capitule comporte de 6 (fig. 79 a) à 2 fleurs (fig. 79 c) : les deux plus âgées (fl_1) sont à l'aiselle des préfeuilles ; les autres, quand elles existent, se trouvent à l'aiselle des feuilles suivantes de l'axe. Lorsque ces capitules sont seulement biflores (fig. 79 c), les 2 fleurs (fl_1) sont à l'ais-

En particulier, en ce qui concerne *Echinops*, cet auteur a trouvé (fig. 77) des individus « anormaux » où les capitules, au lieu d'être sessiles, étaient longuement pédoncules, parfois biflores.

Nous avons observé des faits identiques chez une Composée d'Afrique, *Mikania scandens* Willd., mais, ici, ils s'agit d'une structure normale. Les petits capitules de cette plante sont disposés en inflorescences du type de la grappe composée définie (fig. 78). L'étude de ces dernières est

Fig. 79. — *Mikania scandens*.

a, diagramme d'un capitule hexaflore ; b, d'un capitule tétraflore ; c, schéma d'un capitule biflore : les deux feuilles supérieures (fst) de l'axe du capitule n'ont pas de produit axillaire. (fl_1 , fleur développée à l'aiselle d'une préfeuille pr.)

selle des préfeuilles (*pr*). Cependant, certaines feuilles suivantes (*fst*) — habituellement 2 — subsistent, mais elles sont stériles. On peut imaginer que la contraction de ces capitules pauciflores amène à la constitution de l'inflorescence d'*Echinops*.

Mais il est également possible que le groupement des capitules précède la réduction numérique des fleurs ; c'est ce qu'a observé FEDOROV dans la



Fig. 80. — Inflorescences de *Tagetininæ*.

a, *Pectis* ; b, *Syncephalanthus* ; c, *Microcephalus*. (D'après FEDOROV.)

sous-tribu des *Tagetininæ* (fig. 80). Ainsi chez *Pectis* (fig. 80 a), on observe une inflorescence de capitules multiflores à pédoncules bien développés ; chez *Syncephalanthus* (fig. 80 b), les pédoncules sont réduits à zéro, et on observe la formation d'une inflorescence en capitule composée de plusieurs capitules multiflores.

Que ces capitules élémentaires deviennent uniflores, et on obtient la structure observée chez *Microcephalus* (fig. 80 c) équivalente de celle d'*Echinops*.

Notons, en terminant, que les études morphologiques sur les Composées sont susceptibles de vérifications expérimentales. Par exemple, CHOUARD, en modifiant la photopériode chez *Bidens radiatus*, a obtenu des cas de « néoténie » ; les plantes ainsi traitées sont très réduites et munies de capitules pauciflores.

3. — Les Ombelliflores.

Des processus très comparables peuvent être observés chez les Araliacées. Ainsi, ULRICH a

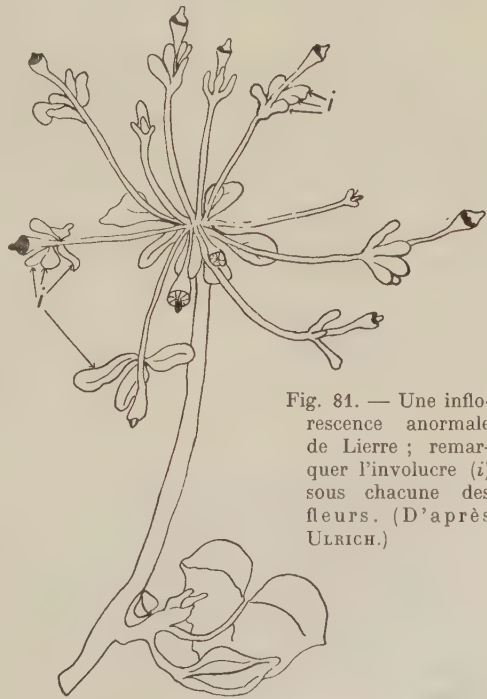


Fig. 81. — Une inflorescence anormale de Lierre ; remarquer l'involucre (*i*) sous chacune des fleurs. (D'après ULRICH.)

Fig. 82 A. — *Hedera helix*.

A, dessins montrant la réduction progressive des inflorescences tertiaires (I_2) et secondaires (I_1) jusqu'à l'obtention d'ombelles uniflores.

a, inflorescences secondaires (I_1) et tertiaires (I_2) bien développées.

b, les inflorescences tertiaires sont réduites ; l'une est biflore (fla , flb), l'autre est uniflore (fla').

c, les inflorescences tertiaires sont toutes deux uniflores (fla , fla').

d, les inflorescences tertiaires ont avorté ; l'inflorescence secondaire (I_1) est normale.

e, l'inflorescence secondaire (I_1) est réduite à une ombelle tétrafleure.

f, il ne subsiste plus que trois fleurs ($fl'1$, $fl'2$, $fl'3$) à l'inflorescence secondaire.

g, certaines fleurs (fl_1 , fl_2 , fl_3) de l'inflorescence peuvent être considérées comme des ombelles uniflores.

observé chez *Hedera helix* L. des inflorescences tendant vers l'ombelle simple (fig. 81).

« Un curieux échantillon, dit cet auteur, présentait un involucre et un collier de pièces foliacées sous chaque fruit ; ces pièces occupaient la place des autres rayons de l'ombelle dans l'inflorescence normale. » En réalité, ces pièces n'occupent pas la place assignée par cet auteur, mais sont les bractées exceptionnellement développées de rayons avortés. En somme, nous avons ici une structure qui ressemble beaucoup à l'inflorescence d'*Echinops*, plus particulièrement à celle qui a été observée par FEDOROV.

On peut saisir, dans les inflorescences normales du Lierre, des structures qui confirment cette interprétation. On sait que l'inflorescence d'*Hedera* est composée d'ombelles groupées en grappe définie, plus ou moins ramifiée. Au voisinage immédiat de l'ombelle terminale, nous avons pu observer les termes de

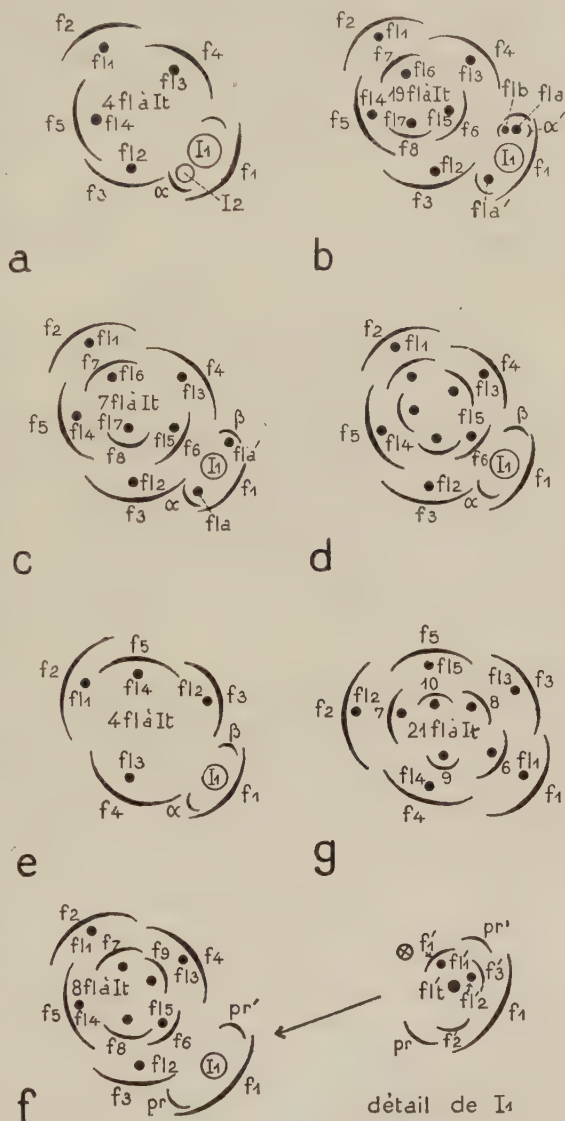


Fig. 82 B.

B, diagrammes correspondant aux dessins de A.
(Les lettres *f* représentent des feuilles ; *fl*, des fleurs ;
It, inflorescence terminale.)

de passage entre les ombelles secondaires et tertiaires multiflores et la fleur solitaire. Ainsi, dans les schémas *a* (fig. 82 A et 82 B), à l'aisselle d'une bractée (f_1) très rapprochée des bractées florales ($f_2, f_3 \dots$) de l'ombelle terminale, on trouve une ombelle secondaire (I_1) multiflore bien développée ; la préfeuille α du pédoncule de celle-ci axille une ombelle tertiaire multiflore (I_2). Dans les schémas *b* (fig. 82 A et 82 B), cette ombelle

tertiaire (I_2) développée en α est seulement biflore (fla et flb). Elle peut devenir uniflore (fla), ainsi que cela est représenté dans les schémas c (fig. 82 A et 82 B). Dans ces deux derniers cas, la préfeuille β est elle-même fertile et sert de bractée à une ombelle uniflore (fla'). Mais il peut arriver — schéma d (fig. 82 A et 82 B) — que les deux préfeuilles (α et β) de l'axe de l'ombelle secondaire soient stériles. Cette ombelle secondaire peut présenter un nombre de fleurs de plus en plus réduit, comme on le voit

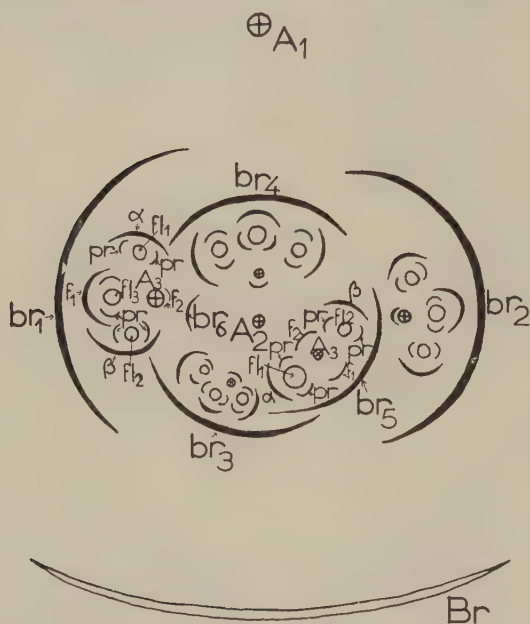


Fig. 83. — *Oreopanax nymphæifolium* : diagramme d'une inflorescence ; à l'aisselle des bractées ($br_1, br_2, \dots$) se développent des capitules élémentaires constitués de deux ou trois fleurs (fl_1, fl_2, fl_3) munies de leurs préfeuilles (pr) et dont les bractées sont les premières feuilles (α, β, fl_1) de A_3 ; la quatrième feuille (fl_2) est stérile.

souvent des ombelles d'ombelles. Dans certains cas rares, chez *Lagœcia*, par exemple, les ombelles secondaires sont réduites à une seule fleur. L'involucre trifolié de ces ombellules a subsisté, trahissant leur vraie nature. Comme on le voit, l'inflorescence normale de *Lagœcia* est identique à l'inflorescence anormale de *Lierre*, décrite par ULRICH. Elle ressemble beaucoup au capitule « anormal » d'*Echinops* observé par FEDOROV.

Ces phénomènes de contraction et de réduction ont lieu aussi normalement chez une autre Araliacée : *Oreopanax nymphæifolium* Dche. et Planch. (fig. 83) ; les fleurs, sessiles, sont groupées en inflorescences composées de capitules. Ceux-ci sont construits comme ceux que nous avons observés chez *Mikania*, à cette différence près que les fleurs sont ici munies de

dans le schéma e (fig. 82 A et 82 B), où elle est devenue tétraflore ou même triflore (schéma f). Dans le cas extrême, l'ombelle est uniflore. Elle ne peut pas alors être différenciée des fleurs de l'ombelle terminale, dans laquelle elle se comporte comme si elle en faisait normalement partie dès l'origine. Exceptionnellement, dans les anomalies décrites par ULRICH et lorsque l'ombelle secondaire, réduite à une fleur, est plus ou moins séparée de l'ombelle terminale (fig. 82 A et 82 B, g), la distinction est possible.

Il est également intéressant de rapprocher la structure anormale signalée par ULRICH chez *Hedera* de celle qui existe normalement chez certaines ombellifères. On sait que, dans cette famille, les inflorescences sont très

leurs 2 préfeuilles. Chacun des capitules élémentaires est axillé par une bractée (br_1 , $br_2...$) ; pour les inférieurs, les bractées sont les 2 préfeuilles de A_2 . Chaque capitule est constitué, en général, par 3 fleurs (fl_1 , fl_2 , fl_3) se développant à l'aisselle des 3 premières feuilles (α , β , f_1) de son pédoncule très réduit (A_3) ; la quatrième feuille (f_2) est stérile. Parfois même, comme chez *Mikania*, le capitule élémentaire est constitué par 2 fleurs seulement ; c'est le cas de celui qui est développé à l'aisselle de br_5 (fig. 83) : ses fleurs (fl_1 - fl_2) sont axillées par les 2 préfeuilles α et β de l'axe A_3 du capitule ; les 2 feuilles suivantes (f_1 - f_2) sont stériles, comme chez *Mikania*.

Ainsi l'inflorescence d'*Oreopanax* reproduit exactement l'inflorescence de *Mikania*, mais elle est beaucoup plus contractée, capituliforme.

4. — L'épillet des Graminées.

Avec la famille des Graminées, nous rencontrons un cas plus difficile. Contrairement aux exemples déjà signalés, la fleur qui en résultera sera, comme nous le verrons, d'une grande complexité.

Il n'est pas question d'étudier en détail l'organisation de la fleur proprement dite des Graminées. Son interprétation a suscité de multiples controverses ; l'étude que nous en avons faite fera l'objet d'une publication ultérieure. Nous voulons nous limiter ici à mettre en évidence, par l'exemple des Graminées, les modalités particulières du passage d'une structure multiflore à une structure uniflore.

Le problème a déjà été soulevé par L. EMBERGER, dans ses recherches sur l'origine de la fleur. Il y compare l'organisation d'un épillet pluriflore de Graminée avec celle que l'on rencontre chez *Streptochæta*. « Ici, écrit-il, il y a une véritable fleur à périanthe multiple ; il n'y a plus d'épillet. Si la grande famille des Graminées ne comportait que le genre *Streptochæta*, nous ne dirions certainement pas que les Graminées ont des épillets, mais simplement qu'elles ont des fleurs à ovaire monomère, entourées de 2 cycles de 3 étamines et d'un périanthe formé de 12 pièces en ordre trimères, soit 4×3 pièces. Seule l'existence des autres Graminées nous fait parler, à propos du genre *Streptochæta*, d'épillets et permet de dresser le schéma théorique représentant un épillet classique dont seule la glumelle supérieure serait fertile. »

Nous verrons comment nos observations sont de nature à confirmer sa conclusion, en même temps qu'elles nous permettront de tirer quelques renseignements dont nous aurons à nous servir lorsque, plus loin, nous entreprendrons l'étude de l'origine de la pléiomérie.

1° La structure générale de l'épillet. — Rappelons très brièvement la structure d'un épillet multiflore (fig. 84). A l'aisselle d'une bractée (br) généralement avortée (développée chez *Anomochloa marantoidea* Brogn. et dans certains cas chez *Agropyrum* sp.) naît un rameau qui porte à sa

base 2 pièces appelées glumes, l'une inférieure, l'autre supérieure. Au-dessus des glumes s'insèrent des pièces à l'aisselle desquelles se trouvent des axes secondaires. Ces bractées sont appelées glumelles inférieures. Sur les axes secondaires sont insérées la glumelle supérieure et les glumellules. Examinons ces diverses pièces.

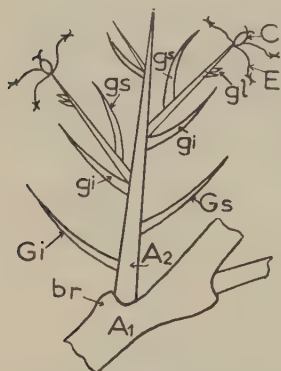


Fig. 84. — Schéma d'un épillet biflore de Graminée, après résupination.

(br, bractée de l'épillet, en général avortée ; Gi, glume inférieure ; Gs, glume supérieure ; gi, glumelle inférieure ; gs, glumelle supérieure ; gl, glumellule ; E, étamine ; C, carpelle.)

2° La glume inférieure. — La glume inférieure est la préfeuille de l'axe de l'épillet. Elle est adossée dans le jeune âge et prend ensuite une position secondaire transversale ou épibractéale. Évidemment, cette rotation détermine un déplacement de position correspondant de toutes les autres pièces. La glume inférieure, comme on sait, est l'homologue rigoureux d'une feuille, mais d'une feuille presque toujours réduite à sa gaine. Cependant, parfois le limbe a un certain développement, comme par exemple chez *Phyllostachys aurea* A. et C. Riv. (fig. 85). Ici, l'homologation de la glume à une feuille végétative



Fig. 85. — Glume inférieure de *Phyllostachys aurea*.

complète est particulièrement claire. Dans d'autres Graminées, le limbe est réduit à une simple arête.

3° La glume supérieure. — Chez les Graminées à épillets transversaux (*Agropyrum*, *Triticum*, etc.), la glume supérieure a, en général, une structure identique, mais plus réduite. C'est ainsi que, chez le Blé, elle se présente comme la glume inférieure.

Chez les Graminées à épillets adossés, il peut en être de même ; chez *Phyllostachys aurea*, par exemple, la glume supérieure a la forme d'un organe aristé, entier. Comme l'a dit DUVAL-JOUVE dans son mémoire sur l'arête des Graminées, « les glumes sont privées de limbe comme les feuilles radicales sont privées de limbe chez les Graminées, les Cypéracées, les Joncées et la plupart des Monocotylédones ». Parfois même, la glume supérieure avorte, comme chez *Lolium*, où seul l'épillet terminal a deux glumes, entières et semblables. Néanmoins, dans certains cas (fig. 86), nous avons observé des épillets autres que le terminal, ayant une glume supérieure plus ou moins développée. Parfois une partie de la glume supérieure seulement était présente, insérée obliquement soit d'un côté, soit de l'autre (fig. 86 a, b). Plus rarement encore nous avons observé à la place de la glumelle supérieure (fig. 86 c) deux pièces libres adossées, situées de part et d'autre de l'épillet.

Par ailleurs, VAN TIEGHEM a signalé des épillets qui possédaient une glumelle supérieure bicarénée entière (fig. 86 d).

Cet ensemble de faits nous incite à penser que l'avortement plus ou

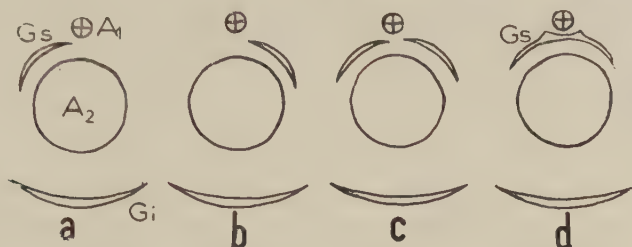


Fig. 86. — Schémas montrant les structures diverses de la glume supérieure (*G_s*) de *Lolium*. (*A₁*, axe de l'épi; *G_i*, glume inférieure; *A₂*, ensemble de l'épillet développé au-dessus de *G_s*.) Le schéma *d* a été établi d'après les données de VAN TIEGHEM.

moins prononcé de la glume supérieure des *Lolium* est déterminé par la pression exercée par l'axe principal contre l'épillet.

Ces observations pourraient aussi suggérer que cette glume est un organe double, mais nous ne croyons pas qu'il en soit ainsi, parce que, dans l'épillet terminal des *Lolium*, les deux glumes sont identiques; comme la glume inférieure est une feuille, la glume supérieure est également simple. Ces conclusions vont nous permettre d'éclaircir la valeur des autres pièces stériles de l'épillet.

4^o Les glumelles. — Il y a deux glumelles par fleur. En ce qui concerne la glumelle inférieure, son homologie parfaite avec les glumes n'est pas discutée, c'est-à-dire qu'elle représente une feuille à limbe plus ou moins réduit. Nous pouvons en donner une nouvelle confirmation par la comparaison, très suggestive, de la glumelle inférieure d'*Avena* avec la feuille végétative de *Corynephorus canescens* (L.) P. B. (fig. 87).

Nous retrouvons les mêmes parties dans ces deux organes, comme on peut le voir sur la figure. Même l'enroulement du limbe réduit de la feuille de *Corynephorus canescens* est très exactement répété dans l'arête tordue de la glumelle d'*Avena*. Ainsi, il n'est pas douteux que la glumelle inférieure est une feuille modifiée; elle est la bractée de l'axe floral dont la glumelle supérieure est la préfeuille (fig. 84).

Cette conclusion paraît en contradiction avec les observations ontogéniques de PAYER, qui a vu que la glumelle supérieure bicarénée provient de la confluence de deux bourrelets primitivement distincts. La contradiction n'est qu'apparente.



Fig. 87. — Fragment de feuille de *Corynephorus canescens*.

(*g*, gaine foliaire; *l*, ligule; *f*, limbe foliaire enroulé.)

a. On connaît des cas, en effet, où la glumelle supérieure est bifide ; c'est ce que P. LAUMONT et J. ERROUX ont observé chez *Hordeum distichum* L. var. *erectum* Schleibl. « Très souvent, écrivent ces auteurs, cette glumelle est remplacée par des pièces identiques, opposées symétriquement l'une à l'autre, unicarénées, légèrement entrebaïllées dans une partie

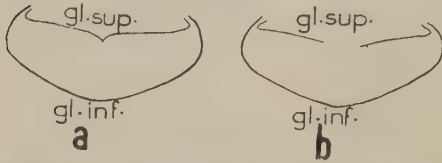


Fig. 88. — Structures diverses de la glumelle supérieure dans l'épillet d'*Hordeum distichum*. (D'après P. LAUMONT et J. ERROUX.)
(gl. sup., glumelle supérieure ; gl. inf., glumelle inférieure.)

moyenne» (fig. 88). Chez certaines Graminées (*Triachyrium*, *Diachyrium*), cette structure correspond même à la structure normale.

Il suffit de comparer les schémas de la figure 86 et ceux de la figure 88 pour se rendre compte de l'homologie rigoureuse des structures de la glumelle supérieure d'*Hordeum distichum* et de celles de la glume supérieure de *Lolium* ; comme cette

dernière est une pièce unique, il doit en être de même de la glumelle supérieure.

b. DUTAILLY a observé que l'ontogénie de la préfeuille bicarénée des rameaux végétatifs de *Dactylis glomerata* L. et de *Zea mays* L. est identique à celle des glumelles supérieures étudiées par PAYER. Elle est, en effet, issue de « deux bourrelets », et pourtant c'est un organe simple.

c. Signalons aussi que certaines glumelles supérieures sont imparinervées ; aussi, par exemple, chez *Beckera polystachia* Fresen., BAILLON signale que l'une des glumelles est trinervée, l'autre pentanervée. Chez *Anthoxanthum odoratum* L., la glumelle supérieure est uninervée ; chez *Oryza* aussi, il y a une nervure médiane. On peut se demander si, dans ces cas, l'ontogénie est la même que celle signalée par PAYER.

d. Un autre argument est apporté par l'étude des pièces de l'inflorescence d'une Liliacée, *Aphyllanthes monspeliensis* L. Dans cette

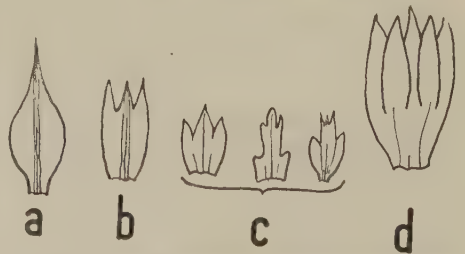


Fig. 89. — Les pièces de l'involucre des fleurs d'*Aphyllanthes*.

espèce, on le sait, le pédoncule floral porte, en dessous du périanthe, une sorte d'involucre de 4 feuilles scarieuses de formes variées (fig. 89) ; dans un travail antérieur, nous avons pu établir leur homologie avec une feuille unique, grâce à une étude détaillée de l'inflorescence.

Pourtant la pièce la plus haute, pentalobée (fig. 89 d), est issue du développement de 5 ébauches distinctes, ainsi que l'a observé PAYER, ce qui montre bien que l'ontogénie n'indique pas forcément la valeur d'un organe ; elle reflète seulement sa forme.

Les observations faites chez *Aphyllanthes*, étendues aux pièces stériles de l'épillet des Graminées, qu'elles rappellent sur bien des points, apportent

un argument supplémentaire à l'interprétation de la glumelle supérieure comme organe unique.

Ainsi, les deux glumelles sont donc, comme l'ont affirmé de nombreux morphologistes, des feuilles dont les diverses parties sont plus ou moins développées. La glumelle inférieure est, comme on l'a dit, la bractée du rameau floral, l'autre en est la préfeuille.

5° Les glumellules. — Passons maintenant à l'étude des glumellules. Il y en a deux et situées du côté de la glumelle inférieure, ou parfois trois (Bambou, *Andropogon*, *Olyra latifolia* L., etc.). Du fait même de leur petitesse, ces pièces sont souvent cellulaires, mais on en connaît qui sont vascularisées. Les glumellules de certains Bambous (*Phyllostachys aurea* A. et C. Riv., par exemple) présentent même plusieurs troncs vasculaires. Dans celles de *Triticum*, nous avons pu distinguer des cordons de cellules allongées, parenchymateuses, qui sont rattachées à la vascularisation de l'axe et qui ont manifestement des rudiments de vascularisation.

Ce couple de glumellules correspond, pensons-nous, à une pièce unique, ainsi que le montrent les observations suivantes.

a. Elles peuvent être plus ou moins unies à la base, ou même ne former qu'une seule écaille, comme BAILLON l'a vu parfois chez *Beckera polysta-*



Fig. 90. — Glumellules anormales soudées de *Triticum*.

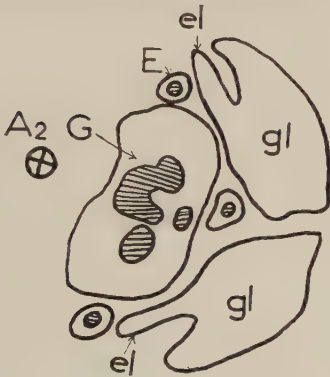


Fig. 91. — *Triticum* : coupe montrant les expansions latérales (el) des glumellules (gl).

(A₂, axe de l'épillet ; G, gynécée ; E, filet d'étamine.)

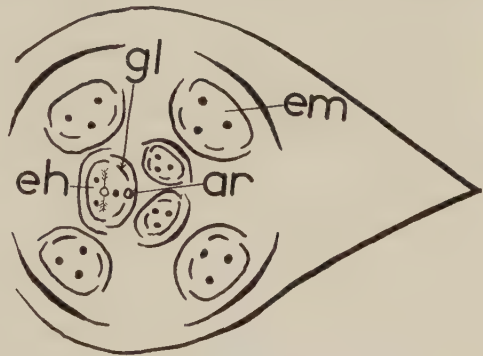


Fig. 92. — *Anthirstiria Forskalii* : diagramme d'une inflorescence élémentaire.

em, épillet mâle ; eh, épillet hermaphrodite ; gl, glumellule ; ar, arête.

chia, et A. ARBER, chez *Melica nutans* L. Nous-même avons constaté, dans une fleur virescente de *Triticum*, que les deux glumellules avaient une taille anormalement grande et étaient partiellement soudées (fig. 90).

b. Chez le Blé également, les glumellules sont normalement pourvues, sur l'un des côtés, d'un profond sillon en coupe transversale qui détermine la formation d'une expansion latérale (fig. 91).

Si le couple de glumellules correspondait à 2 feuilles, nous devrions trouver cette expansion des deux côtés de chaque glumellule.

c. L'étude des épillets d'*Anthistiria Forskalii* Kunth confirme notre manière de voir (fig. 92).

Chez cette Graminée, les épillets mâles (*em*) situés à la base sont composés de 3 pièces scarieuses et de 2 glumellules. L'épillet hermaphrodite (*eh*), situé au sommet de l'inflorescence, présente également 3 pièces et 2 glumellules (*gl*). Mais entre ces deux dernières s'est développée une arête (*ar*). Nous pensons que l'on doit considérer cette arête comme le limbe de la feuille, réduite au couple de glumellules dans les épillets mâles de cette espèce et dans ceux de l'ensemble des Graminées.

Si nous rapprochons cette structure de celle que DUVAL-JOUE a observée au cours de l'ontogenèse de la glumelle inférieure de *Corynephorus (Aira) canescens* (fig. 93), nous voyons qu'elles sont très comparables. Mais, pour la glumelle de *Corynephorus*, il s'agit d'un stade transitoire, alors que c'est le stade définitif pour le couple de glumellules d'*Anthistiria*.

d. Enfin, la comparaison de la structure du couple de glumellules avec celle de la glumelle supérieure est très suggestive. Supposons les glumellules connées, ce qui arrive quelquefois, comme nous l'avons signalé plus haut ; nous aurons alors un organe identique à la glumelle supérieure. Supposons inversement que cette glumelle soit restée aux premiers stades de l'ontogenèse, c'est-à-dire

formée de deux mamelons non réunis ; comme l'a observé PAYER, nous aurions une organisation rappelant les deux glumellules.

Ces observations permettent, à notre avis, de conclure que le couple de glumellules est bien une pièce unique habituellement arrêtée dans son développement ontogénique.

Lorsqu'il y a 3 glumellules, quelle est la valeur de la troisième ? On pourrait être tenté de penser que celle-ci fait partie du même ensemble que les deux premières. Dans ce cas, nous aurions une pièce unique tripartite.

Cette dernière hypothèse est appuyée par le fait que, parfois, les 3 glumellules sont unies à la base, comme BAILLON l'a observé chez *Guaduella*.

Mais nous pensons que la troisième glumelle est une feuille réduite, de même valeur que le couple des deux autres glumellules. D'ailleurs, sa forme parfois plus ou moins bicarénée rappelle la structure d'une préfeuille



Fig. 93. — Un stade de l'ontogenèse de la glumelle inférieure de l'épillet de *Corynephorus canescens*. (D'après DUVAL-JOUE.)

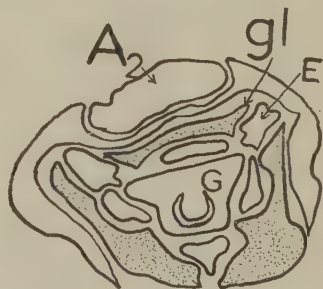


Fig. 94. — *Bambusa* : coupe montrant la troisième glumelle (*gl*), plus ou moins bicarénée. (*A₂*, axe de l'épillet ; *E*, filet d'étamine.)

ou d'une glumelle ; cela nous semble assez net sur la figure 94 (*gl*), représentant une fleur de *Bambusa* sp. (1).

Dans le cas le plus fréquent, la troisième glumellule avorte. Cela ne doit pas nous surprendre, puisque nous savons, par exemple, que la glume supérieure de *Lolium*, dont la position relative est comparable à celle de cette glumellule, ne se développe que dans des cas très rares.

6° De l'épillet à la fleur. — La connaissance de la valeur des diverses pièces stériles de l'épillet des Graminées va nous permettre d'expliquer très simplement des structures curieuses que l'on rencontre chez certaines espèces, par exemple chez *Anthoxanthum* et chez *Streptochæta*.

a. L'ÉPILLET-« FLEUR » D'ANTHOXANTHUM ODORATUM L.

EICHLER, pour donner une explication rationnelle de l'épillet-« fleur » d'*Anthoxanthum*, admet la disparition de 4 pièces (fig. 95 *a*). Mais, si l'on se reporte aux observations de A. ARBER, on peut expliquer sa structure de manière beaucoup plus simple. En effet, sur le schéma d'EICHLER, il manque un axe que A. ARBER a pu repérer, grâce à des coupes en série à travers l'épillet.

Cela révèle que les diverses pièces sont réparties sur deux axes, et non sur un seul, comme le pensait EICHLER.

Ainsi le plan de l'épillet (fig. 95 *b*) peut être interprété sans faire intervenir d'autre avortement que celui de la bractée *B*, normal chez les Graminées : la pièce qu'EICHLER appelle 1 est la glume inférieure (*Gi*), la pièce 2, la glume supérieure (*Gs*), la pièce 3, la glumelle inférieure (*gi*) ; 4, qui correspond à la glumelle supérieure (*gs*), est bicarénée, ainsi que l'a observé A. ARBER. Il reste les 2 pièces 5 et 6. A notre avis, 5 est l'équivalent de la paire de glumellules (*gli*) normale chez la majorité des Graminées, 6 étant la troisième glumellule (*gls*) postérieure, celle qui est normalement avortée chez la plupart des Graminées. On a ensuite 2 étamines, qui appartiennent chacune à un des 2 cycles d'étamines, et, enfin, le gynécée, qui a l'orientation normale du gynécée des Graminées.

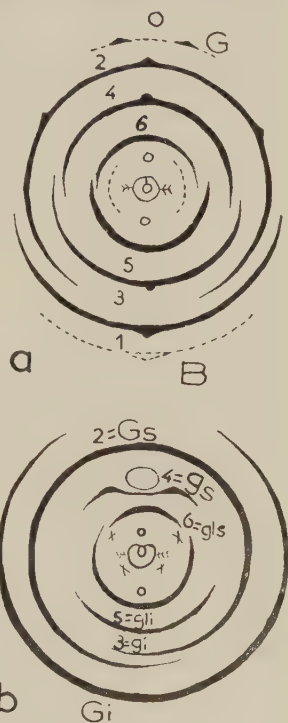


Fig. 95. — Diagramme de l'épillet d'*Anthoxanthum*.

a, d'après EICHLER ; *b*, inspiré d'A. ARBER.

(*B*, bractée de l'épillet ; *Gi*, glume inférieure ; *Gs*, glume supérieure ; *gi*, glumelle inférieure ; *gs*, glumelle supérieure ; *gli*, *gls*, glumellules.)

(1) Il s'agit d'un Bambou indéterminé, planté dans un parc à Bingerville (Côte-d'Ivoire).

Les trois premières pièces (glumes inférieure et supérieure, glumelle inférieure) sont portées par l'axe de l'épillet (fig. 96, A_2), les suivantes, par l'axe de la fleur proprement dite (A_3), développé à l'aisselle de la glumelle inférieure.

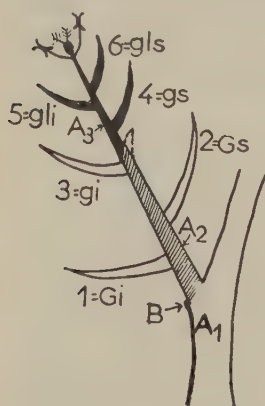


Fig. 96. — Schéma de l'épillet d'*Anthoxanthum odoratum*. (Inspiré des travaux d'A. ARBER.)

(B, bractée de l'épillet ; Gi, glume inférieure ; Gs, glume supérieure ; gi, glumelle inférieure ; gs, glumelle supérieure ; gli, gls, glumellules.)

En définitive, chez *Anthoxanthum odoratum*, nous avons un épillet ayant atteint un véritable état préfloral. Cette préflueur est composée de 1 carpelle, de 2 étamines et de 3 cycles dimères correspondant respectivement aux glumellules, glumelles, glumes, et formant autour de la préflueur une sorte d'involucre que nous pouvons appeler périanthe. Mais, dans cet état, les diverses pièces qui constituent l'organe préfloral sont réparties sur 2 axes.

b. L'ÉPILLET-« FLEUR » DE STREPTOCHÆTA.

Nous venons de voir comment la structure de l'épillet d'*Anthoxanthum odoratum* s'éclaire, à la lumière de découvertes récentes. Abordons maintenant l'étude de l'épillet de *Streptochæta*, dont L. EMBERGER a déjà reconnu la structure préflorale.

Nous n'avons malheureusement pas réussi à nous procurer des épillets de *Streptochæta*. Nous nous appuyons sur les observations faites par les auteurs, et, en particulier, sur celles de A. ARBER, pour en construire le plan d'organisation. Schématisons-le sur un diagramme (fig. 97).

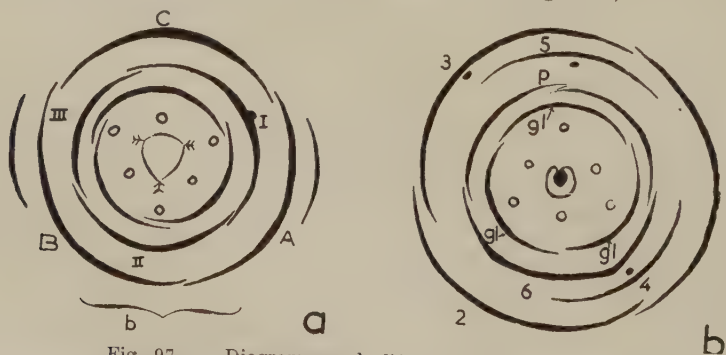


Fig. 97. — Diagrammes de l'épillet de *Streptochæta*.

a, d'après DÖLL et EICHLER ; b, d'après les données d'A. ARBER. (1, 2, glumes ; 3, 4, 5, 6, glumelles inférieures ; p, glumelle supérieure ; gl, glumellules.)

La comparaison des deux diagrammes permet de se rendre compte de la correspondance entre I-III d'une part et p d'autre part.

Tout d'abord, à la base de l'épillet se trouvent 5 pièces numérotées de 1 à 5, qui constituent ce que les auteurs (A. ARBER en particulier) appellent des glumes. Ensuite une pièce n° 6 (the flowering glume ou lemma

de A. ARBER), puis une pièce bifide, mais que DÖLL et EICHLER considèrent comme 2 pièces ; puis 3 glumellules (*gl*) ; enfin l'androcée hexastaminé et le gynécée classique.

HACKEL indique que les pièces situées sous l'androcée sont au nombre de 12, placées en ordre spiralé. A. ARBER pense que la pièce bifide ne correspond qu'à une seule et même pièce, et croit qu'il est impossible de mettre en évidence une phyllotaxie qui corresponde à un arrangement harmonieux.

Il semble, en effet, impossible de tracer une spirale phyllotaxique en suivant les pièces de l'épillet. Par contre, si nous essayons d'appliquer les théories de PLANTEFOL à ces schémas, nous voyons qu'il est possible de réunir par une hélice les pièces 2-3-5 et par une autre les pièces 1-4-6. La pièce *p* et les suivantes ne se raccordent pas à ces hélices ; de plus, la pièce *p* est bifide chez *S. spicata* et même trilobée dans d'autres espèces. Certains auteurs considèrent celle-ci comme 2 pièces soudées à la base, d'autres, comme un organe unique. C'est le même problème que pour les glumes, glumelles et glumellules. Nous pensons qu'elle est la première feuille d'un rameau secondaire qui s'est développé à l'aisselle de la bractée 6 et a déjeté de côté l'axe principal de l'épillet. Outre l'analyse de la phyllotaxie, des observations récentes de A. ARBER confirment cette manière de voir. Cet auteur a trouvé, à l'aisselle des feuilles 3, 4 et 5, des mamelons qui sont des axes avortés, homologues de celui qui se développe à l'aisselle de la feuille et qui est l'axe de la véritable fleur de *Streptochæta*. La pièce bifide *p* en est la préfeuille. En d'autres termes, en se rapportant à la nomenclature classique des Graminées, la pièce 6 est la glumelle inférieure de la fleur unique de l'épillet.

En définitive, l'épillet de *Streptochæta* est uniflore, la fleur unique s'étant placée dans le prolongement de l'axe principal (fig. 98). A la base, il porte 2 glumes suivies d'une série de 4 glumelles inférieures, dont 3 axillent un bourgeon avorté, la quatrième étant celle de la fleur. La glumelle supérieure est bi- ou trifide et précède 3 glumellules, 6 étamines et le gynécée monomère.

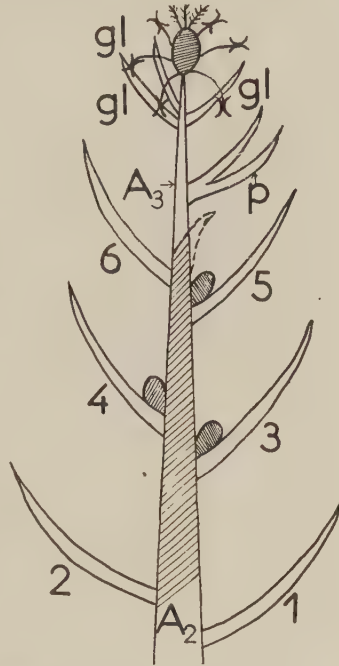


Fig. 98. — Schéma de l'épillet de *Streptochæta*. (D'après les travaux de L. EMBERGER et de A. ARBER.)

(*A*₂, axe de l'épillet ; *A*₃, axe de la fleur ; 1, 2, glumes ; 3, 4, 5, 6, glumelles inférieures ; *p*, glumelle supérieure ; *gl*, glumellules.)

7° **Conclusions sur les Graminées.** — Ainsi, nous avons, tant chez *Anthoxanthum* que chez *Streptochæta*, un épillet très réduit, puisqu'il

ne comporte qu'une seule fleur. Comme l'a fait remarquer L. EMBERGER, parlant du genre *Streptochæta*, il serait très difficile de les interpréter si on ne connaissait, chez les Graminées, que des organisations de ce type. Nous aboutissons, en définitive, dans les deux cas, à une pré fleur pourvue d'un « périanthe » polymère formé de glumes, glumelles, glumellules. Ces feuilles sont portées par 2 axes différents, l'axe principal de l'épillet et l'axe floral proprement dit. Le nœud de la solution du problème était de reconnaître une ramification dans une structure, en apparence, simple.

Il serait évidemment du plus haut intérêt de vérifier ces conclusions par de nouvelles observations et par l'expérimentation. Ainsi, il doit être possible de trouver des épillets d'*Anthoxanthum odoratum* et de *Streptochæta* dans lesquels l'axe de l'épillet se développe au-dessus de la fleur et porte même d'autres fleurs. Il doit exister aussi des cas où les petits rudiments situés à l'aisselle des feuilles-glumelles inférieures de l'épillet de *Streptochæta* se développent en fleurs. En effet, on a souvent signalé dans la littérature des formes tératologiques chez les Graminées, sous forme de prolifération d'épis, d'épillets, etc.

F. M. KOUPERMAN a pu provoquer des modifications dirigées de l'épi d'Orge, en intervenant expérimentalement à certains stades du développement de cette Graminée.

Pendant la période critique de la plante, par rapport à la durée d'éclaircissement, une réduction de cette dernière aboutit au développement des épillets latéraux normalement stériles chez *H. distichum* L.

L'expérimentation, conduite d'une manière analogue chez les Graminées que nous avons étudiées, apporterait des indications précieuses.

5. — Inflorescences et fleurs d'Euphorbiacées.

Les Euphorbiacées sont, du point de vue morphologique, une famille des plus variées.

Nous examinerons certaines des structures d'inflorescences et de fleurs qu'on y rencontre, et nous aborderons ce chapitre par quelques réflexions au sujet du *cyathium*, appareil reproducteur particulièrement curieux qui caractérise le genre *Euphorbia*.

1° Les botanistes devant le *cyathium* d'*Euphorbia*.

Les plus savants botanistes ont exercé leur sagacité et leur génie sur le *cyathium* des Euphorbes ; morphologistes, ontogénistes, anatomistes ont tenu à donner leur avis.

Pour ADANSON, LAMARCK, A. DE JUSSIEU, PAYER, BAILLON, le *cyathium* est une fleur. Pour BROWN, RÆPER, WYDLER, DE CANDOLLE, MULLER, WARMING, SCHMITZ, HIERONYMUS, BENTHAM et HOOKER, CELAKOWSKY, VAN TIEGHEM, J. HABER, W. TROLL, SCHOUTE, EMBERGER, GAUSSEN,

il est une inflorescence. La plupart de ces derniers estiment qu'il est formé par une enveloppe externe de 5 feuilles modifiées avec lesquelles alterneraient des glandes en nombre égal ou moins grand, de forme variable et dont la valeur est elle-même controversée. A l'aisselle de chacune de ces 5 feuilles modifiées se développerait une petite cyme de fleurs unistaminées, apérianthées, considérée, en général, comme unipare scorpioïde. Au centre de l'inflorescence se trouverait une fleur femelle tricarpellée pédicellée, en général apérianthée.

L'étude des fleurs mâles des Euphorbiacées est naturellement de la plus haute importance pour l'interprétation correcte du cyathium. Aussi est-ce par elle que nous commencerons l'exposé de nos observations.



Fig. 99. — Fleur mâle de *Mercurialis annua*. (D'après B. DURAND.)

2° Sur quelques fleurs mâles d'Euphorbiacées.

Le but de ce chapitre est de montrer et d'expliquer, à l'aide d'exemples choisis, la diversité de structure des fleurs des Euphorbiacées, puis d'en retirer des indications quant aux rapports phylogénétiques entre les diverses organisations reconnues.

Nous prendrons comme point de départ une fleur mâle de structure simple : celle de *Mercurialis annua* L. (fig. 99). Celle-ci est, en général,

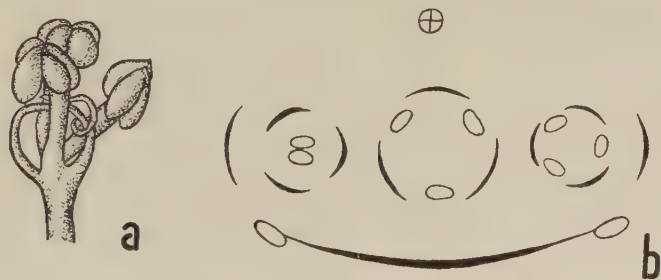


Fig. 100. — *Sebastiana longispicata*.

a, une fleur mâle.

b, diagramme d'une inflorescence élémentaire ; une des fleurs n'a que deux étamines.

constituée, comme on sait, par un périanthe simple trimère et un androcée polystaminé (entre 6 et 21 *E*). Nous allons voir comment, à partir d'un tel type, on peut expliquer la structure mâle d'autres Euphorbiacées.

Étudions, pour commencer, les fleurs mâles de *Sebastiana* et, d'abord, celles de *Sebastiana longispicata* Pax et H. Hoffm.

La plupart sont constituées par 3 pièces périanthaires courtes, mais de même taille et de même forme, alternant avec 3 étamines (fig. 100 a).

Une des pièces du périanthe est adossée à l'axe émetteur (fig. 100 *b*). Il arrive que, dans l'inflorescence, on rencontre des fleurs réduites à 2 étamines ; ce sont soit des fleurs secondaires des cymules élémentaires de la

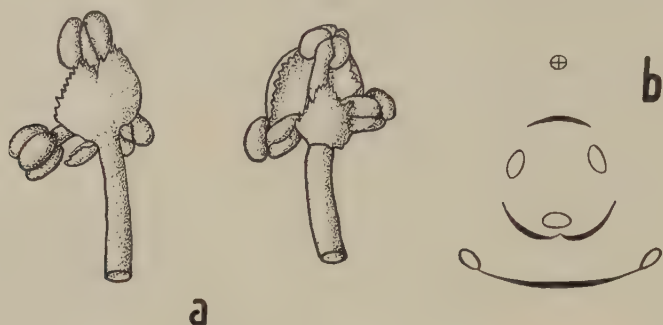


Fig. 101. — *Sebastiania Klotzschiana*.

a, fleur mâle ; remarquer la zygomorphie du périanthe ; *b*, diagramme de cette fleur.

base de l'inflorescence, soit des fleurs du sommet de celle-ci, portées directement par l'axe principal. On observe donc, chez cette espèce, par rapport au type *Mercurialis*, une réduction du nombre d'étamines ; par contre, le périanthe est identique, sauf que les pièces qui le composent sont moins développées chez *Sebastiania*.



Fig. 102. — Inflorescence mâle triflore de *Gymnanthes lucida*.

(*br*, bractée entraînée sur le produit axillaire.)

Chez *Sebastiania Klotzschiana* Müll. Arg., les fleurs sont également tristaminées, mais le périanthe est formé de 3 pièces inégales (fig. 101 *a*), alors qu'elles sont identiques dans l'espèce précédente (fig. 100 *a*). La pièce adossée à l'axe est la plus petite (fig. 101 *b*), les deux autres sont plus longues et plus larges et, de plus, soudées.

L'origine double de cette pièce est trahie par sa structure bilobée. Les diagrammes floraux des deux espèces (fig. 100 *b* et 101 *b*) sont superposables.

Passons maintenant à l'étude des fleurs mâles de *Gymnanthes lucida* Swartz. (fig. 102).

Dans cette espèce, il y a une inflorescence en grappe composée ; une bractée (*br*) axille les inflorescences secondaires souvent triflores, et cette bractée est, en général, entraînée sur l'axe secondaire, développé à son aisselle. Cependant, nous avons observé que, parfois, vers la base de l'inflorescence, les bractées étaient peu ou pas entraînées. Ce sont ces fleurs que nous étudierons d'abord. Dans certains cas, elles présentent un nombre d'étamines relativement important. Nous en avons observé ayant 5 étamines (fig. 103). Elles ont parfois

un périanthe de 3 pièces identiques, dont nous avons pu déterminer l'orientation (fig. 103 *b*).

Le diagramme montre que la disposition et le nombre des pièces périanthaires sont identiques à ce que nous avons vu chez *Sebastiana longispicata*. Il en diffère seulement par la présence

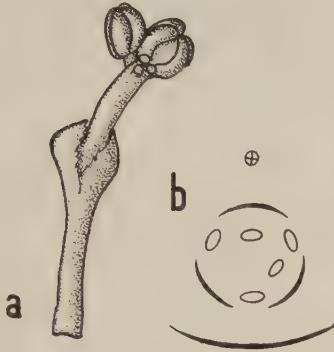


Fig. 103. — *Gymnanthes lucida* : fleur mâle de la base de l'inflorescence à cinq étamines et trois pièces périanthaires ; la bractée florale n'est pas entraînée. Sur le dessin *a*, on voit le point d'insertion de trois étamines et deux étamines entières. En *b*, diagramme de cette fleur.

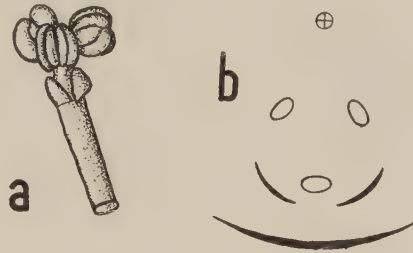


Fig. 104. — *Gymnanthes lucida* : fleur mâle à périanthe dimère, de la base de l'inflorescence ; en *b*, diagramme de cette fleur.

de 2 étamines supplémentaires ajoutées aux 3 étamines normales alternant avec les 3 pièces du périanthe.

Il est à noter, en outre, que les anthères de ces étamines sont toutes subsessiles au sommet d'une colonne staminale, ce qui n'était pas le cas chez les *Sebastiana*.

Parfois, et toujours dans des fleurs de la base de l'inflorescence, le périanthe était réduit à 2 pièces (fig. 104), les étamines étant au nombre de 3 et concrètes sur presque toute la longueur de leur filet. Mais, ici, la colonne staminale était bien moins longue que dans le cas précédent. Si nous observons le diagramme (fig. 104 *b*), nous voyons qu'il est identique à celui de *Sebastiana longispicata*, sauf que chez *Gymnanthes* la pièce périanthaire adossée à l'axe a avorté.

Dans d'autres fleurs encore, les 2 pièces du périanthe se sont confondues en une pièce unique bilobée, en tous points comparable, comme position et comme forme, à celle que nous avons observée chez *Sebastiana Klotzschiana*. Dans la plupart des cas, enfin, cette pièce n'est même plus bilobée ; elle devient une pièce unique dont la nature serait alors difficile à déceler si on ne pouvait pas, comme nous l'avons fait, en connaître l'origine. Concurrément à la modification et à l'appauvrissement du périanthe, on peut assister, dans certaines fleurs

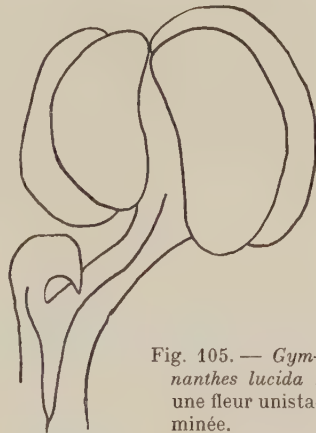


Fig. 105. — *Gymnanthes lucida* : une fleur unistaminée.

à la réduction du nombre des étamines pouvant aller jusqu'à la formation de fleurs unistaminées et à périanthe constitué par une pièce unique dont l'origine double a été démontrée. C'est ce que l'on peut constater sur la figure 105. Comme chez *Sebastiana*, les fleurs les plus réduites se trouvent soit vers le sommet de l'inflorescence, où elles sont directement portées par l'axe principal, soit plus bas, où elles sont alors des fleurs d'ordre secondaire d'inflorescences élémentaires.

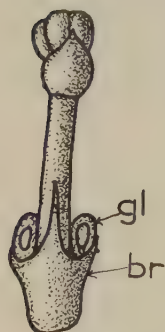


Fig. 106. — *Dalembertia populifera* : une fleur mâle avec sa bractée (*br*), flanquée de deux glandes volumineuses (*gl*).

On pourrait objecter que, dans ce cas très réduit, nous avons affaire à quelque cas tératologique anormal, mais les faits décrits montrent clairement qu'il n'en est rien.

Voyons maintenant ce que nous trouvons chez *Dalembertia populifera* Baill. Ici, toutes les fleurs sont très simples. En effet, à l'aisselle d'une bractée (*br*) qui présente du côté intérieur des glandes (*gl*) particulièrement développées (fig. 106), nous trouvons un pédoncule qui porte une fleur réduite à 1 étamine et 1 pièce périanthaire (fig. 107). Cette fleur serait énigmatique, si l'on ne pouvait la comparer à d'autres, et spécialement à celles de *Gymnanthes*

lucida, car, chez *Dalembertia*, on ne trouve pas, comme chez *Gymnanthes*, d'états permettant de connaître l'origine de cette structure si simple.

Nous voyons donc comment, par une étude détaillée de quelques fleurs mâles d'Euphorbiacées, on peut expliquer la structure et l'origine d'une fleur aussi simple que celle de *Dalembertia*, composée seulement d'un périanthe *apparemment* monophylle et d'une seule étamine.

* * *

Mais le mécanisme décrit semble ne pas être la seule direction d'évolution qu'une fleur mâle du type *Mercurialis* ait pu suivre.

On sait que certaines fleurs d'Euphorbiacées ont un pédicelle muni d'une articulation (péricladium), laquelle existe également dans d'autres groupes.

Rappelons la structure de la fleur de *Triteleia Bridgesii* (fig. 108 a), dont le périanthe gamophylle est, comme l'a montré VELENOWSKY, un tube étroit à la base et dont le gynécée est porté par un gynophore.

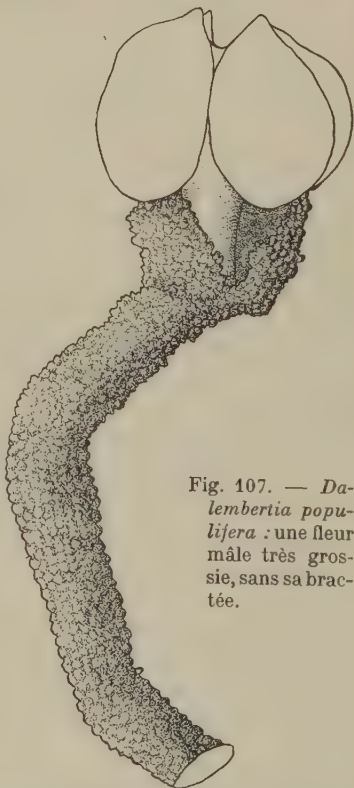


Fig. 107. — *Dalembertia populifera* : une fleur mâle très grosse, sans sa bractée.

Ce savant a pu suivre les stades successifs de la soudure du périclanthe avec le gynophore, cause de l'articulation de la fleur, très nette chez *Anthericum Liliago* L. (fig. 108 b) et chez *Asparagus officinalis* L. (fig. 108 c). Or, dit l'auteur, l'articulation des Euphorbiacées a la même origine. Nous partageons entièrement sa manière de voir.

Ceci dit, examinons une fleur mâle de *Dalechampia*. On sait qu'elle fait

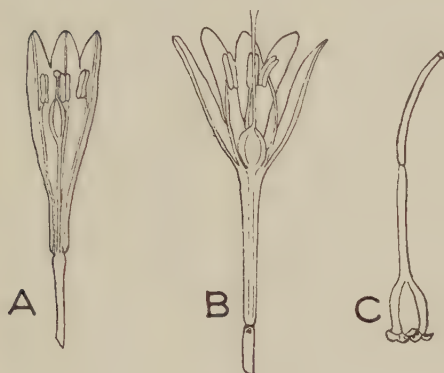


Fig. 108.

Fig. 108. — Origine du péricladium.

A, *Tritelia Bridgesii*; B, *Anthericum Liliago*; C, *Asparagus officinalis*. (D'après VELENOVSKY.)

Fig. 109. — *Dalechampia Razliana*: une fleur mâle à péricladium.



Fig. 109.

partie d'un ensemble inflorescentiel très contracté et hermaphrodite, mais nous ne parlerons ici que de la fleur mâle. Elle est formée d'un périclanthe tétramère enveloppant un nombre important d'étamines (fig. 109). A part le nombre de pièces du périclanthe, il semblerait, à première vue, que nous ayons ici une structure analogue à celle qui existe chez *Mercurialis*.

Mais, si nous poussons l'analyse plus loin, nous nous apercevons que la fleur mâle de *Dalechampia* est articulée, c'est-à-dire qu'il y a un *pericladium*. C'est donc l'évolution des structures de fleurs mâles à *pericladium* que nous allons maintenant étudier.

Le plus simple est de commencer par *Actinostemon conceptionis* (Chod. et Hassler) Pax et K. Offm. (fig. 110),

espèce dont le diagramme de l'appareil mâle est le suivant : un axe principal A_1 porte des feuilles bractéiformes flanquées de 2 glandes volumineuses. A leur aisselle se développent un ou plusieurs axes inégaux, articulés, portant des étamines. Nous avons pu en observer jusqu'à 6, mais, parfois, il n'y en a qu'un. Le nombre des axes diminue, d'ailleurs, lorsque l'on monte le long de l'axe A_1 . Si l'on étudie leur position respective, on s'aperçoit que l'axe le plus développé est au

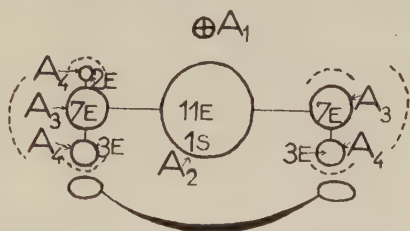


Fig. 110. — Diagramme d'une inflorescence mâle d'*Actinostemon conceptionis*; les fleurs présentent un nombre variable d'étamines (E); seule la fleur centrale (A_2) présente un périclanthe réduit (1S).

centre : il représente le véritable axe secondaire A_2 ; de part et d'autre de lui se développent des axes manifestement placés à l'aisselle des 2 préfeuilles de A_2 , bien que celles-ci soient avortées, comme c'est souvent le cas au niveau des inflorescences. Ce sont donc des rameaux tertiaires (A_3). Souvent l'ensemble reproducteur, axillé par la bractée



Fig. 111. — *Actinostemon conceptionis* : fleur mâle apérianthée, tris-taminée.

de A_1 , s'arrête à la ramification A_3 , mais les axes A_3 portent parfois eux-mêmes, à l'aisselle des 2 préfeuilles virtuelles, ou seulement de l'une d'elles, des axes A_4 ; on constate par conséquent que ces axes de divers ordres sont disposés en cyme bipare passant à une cyme unipare.

Ces axes de divers ordres portent, à leur sommet, des étamines : les axes A_2 , plus que les axes A_3 , les axes A_4 étant ceux qui en présentent le moins.

De même que l'on assiste à une réduction du nombre des axes dans les inflorescences secondaires, à mesure que l'on monte le long de l'axe A_1 , de même le nombre des étamines sur les axes respectifs diminue avec l'ordre de la ramification, le minimum étant de 3 étamines (fig. 111).

Parfois, outre les étamines, nous avons observé, mais exclusivement sur des axes A_2 , de petites pièces foliacées (fig. 112) dont le nombre varie de 1 à 4 ; MICHAELIS avait déjà fait des observations similaires dans la même espèce.

La comparaison avec d'autres Euphorbiacées, en particulier des *Sebastiana*, nous incite à penser que nous sommes en présence d'un périanthe plus ou moins avorté, chacun des axes étant un pédoncule floral.

Nous avons étudié aussi l'ensemble mâle d'*Actinostemon concolor*. Il est sensiblement construit de la même façon que celui de l'espèce

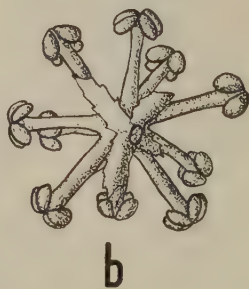


Fig. 112. — *Actinostemon conceptionis*.

a, fleur mâle à périanthe monophylle, située au sommet d'une inflorescence élémentaire ; b, fleur mâle à périanthe tétraphylle, située au sommet d'une inflorescence principale et coupée au niveau de son articulation.

précédente. Notons cependant que toutes les fleurs que nous avons observées étaient entièrement nues. Dans cette espèce aussi, nous avons observé que la réduction y atteint un stade plus avancé que chez *A. conceptionis*, où nous avons trouvé, on s'en souvient, que les stades ultimes de la réduction des fleurs mâles étaient des fleurs tristaminées. Or, chez *A. concolor*, nous atteignons l'état de fleurs monostaminées (fig. 113). Ces fleurs unistaminées nues, résultat de la réduction extrême de fleurs multistaminées, présentent, comme ces dernières, une articulation.

On comprend l'intérêt de ces observations ; elles nous permettent d'expliquer rationnellement l'appareil mâle de certaines autres espèces. Par exemple, elles confirment que l'étamine de *Pedilanthus carinatus* Spreng. (fig. 114) est le résultat de la réduction d'une fleur originellement pluristaminée. Elle présente, en effet, une articulation séparant un pédicelle assez épais, très velu, du filet staminal proprement dit, peu velu et d'un plus petit calibre. Cette étamine-fleur est homologable à l'étamine-fleur que nous avons observée chez *Actinostemon concolor* (fig. 113) et aux étamines articulées du cyathium des Euphorbes (fig. 115) ; chez *Euphorbia splendens* Boj., une coloration différente souligne ce qui est pédicelle floral et ce qui est étamine : le pédicelle est vert, alors que le filet est vivement coloré en rouge. Julia HABER a même pu déterminer qu'en dessous de l'articulation l'anatomie est axiale, alors qu'elle devient bilatérale au-dessus. Une observation faite sur un pied d'*Euphorbia dendroides* L. confirme encore cette conclusion ; nous y avons trouvé un pédicelle articulé portant non pas 1 étamine unique, mais 2 étamines dont les filets étaient soudés (1) (fig. 116).



Fig. 113. — *Actinostemon concolor* : fleur mâle unistaminée.

* * *

Les observations qui précèdent nous ont montré, chez les Euphorbiacées, les transformations d'une fleur polystaminée périanthée soit en une fleur unistaminée à périanthe réduit, cas normal chez



Fig. 114.



Fig. 115.

Fig. 114. — *Pedilanthus carinatus* : une étamine-fleur. (D'après MICHAELIS.)

Fig. 115. — Une étamine-fleur d'Euphorbe.

Fig. 116. — *Euphorbia dendroides* : une fleur à deux étamines.



Fig. 116.

Dalembertia, soit en une fleur unistaminée, apérianthée et articulée ; cette dernière structure est normale chez *Euphorbia*, exceptionnelle chez *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg.

(1) On pourrait interpréter ce fait comme un début de dédoublement, mais notre raisonnement antérieur montre qu'il n'en est rien.

Ces deux directions évolutives n'épuisent pas toutes les possibilités. En effet, chez *Actinostemon*, nous avons observé quelquefois, outre la réduction proprement dite du nombre d'étamines, décrites plus haut, un phénomène assez rare, aboutissant, lui aussi, en définitive, à une réduction (fig. 117). Nous voulons parler de la concrescence de 2 étamines aboutissant à la formation d'une seule, celle-ci étant alors, au moins dans cet exemple, multisporange (1).

Dans le même ordre d'idées, il nous a paru intéressant de mentionner les observations que MICHAELIS a faites chez *Homalanthus fastuosa* (Linden) Villar, bien qu'à notre avis le diagramme donné par cet auteur (fig. 118) ne soit pas complet ; en effet, les bractées des ensembles *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, n'y sont pas mentionnées. L'examen de l'inflorescence de cette espèce montre, à la base (ensemble *a*), un groupe de 8 étamines, entouré de 2 pièces foliaires.

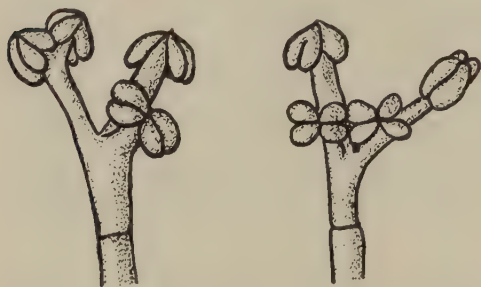


Fig. 117. — *Actinostemon conceptionis* : fleur mâle à deux étamines soudées.



Fig. 118. — *Homalanthus fastuosa* : sommet d'inflorescence mâle. (D'après MICHAELIS.)

Il est très difficile d'en préciser la valeur, mais une interprétation rigoureuse n'en est pas indispensable pour ce que nous désirons montrer : les ensembles situés plus haut que *a* marquent un appauvrissement qui, dans *d*, aboutit à un androcée formé seulement de 2 étamines, entouré de 2 pièces foliaires en alternance avec elles. C'est-à-dire à une fleur, au sens habituel du terme. Après cette réduction numérique des étamines, il est intéressant de constater le stade suivant, *e*. On y voit la fusion des 2 étamines restantes et la réduction du nombre des sacs polliniques. Sur le diagramme de MICHAELIS, le résultat de la fusion est une étamine avec 6 sacs polliniques. On peut supposer que, cet appauvrissement continuant, il peut aboutir à une étamine à 4 sacs polliniques. Cette structure monostaminée périanthée est donc ici le résultat de la transformation d'un ensemble mâle multistaminé du type représenté en *a* (fig. 118).

La comparaison des structures *d* et *e* de la figure 118 avec les observations faites par MICHAELIS sur *Anthostema Aubryanum* Baill., où les fleurs sont réduites à une étamine munie d'une collerette, nous semble très suggestive pour expliquer la genèse de l'étamine-fleur. Sur le dessin donné par MICHAELIS (fig. 119 *a*), on peut voir que l'étamine en question

(1) MICHAELIS figure une fleur tristaminée, d'*A. conceptionis*. En réalité, si nous en jugeons par la forme des anthères, il s'agit là d'une fleur mâle d'*A. concolor*.

possède 5 sacs polliniques. Cet auteur a trouvé aussi des fleurs munies de 2 étamines tétra-loculaires (fig. 119 b).

Nous avons nous-même étudié la fleur d'*Anthostema Aubryanum* et recherché la nature de sa « collerette ».

MICHAELIS indique dans ses diagrammes un cycle de 3 pièces égales. Sur les échantillons que nous avons récoltés nous-même, nous avons observé que la « collerette » est formée de 2 pièces (fig. 120), l'une entière et longuement ciliée sur son pourtour, l'autre plus grande, ciliée également, mais présentant aussi une ligne de poils sur sa partie médiane, qui correspond exactement au plan de symétrie de l'étamine (fig. 120) (1).

Cette structure s'éclaire, si on la compare avec ce que nous avons observé chez *Sebastiana Klotzschiana* (fig. 101), dont le périanthe, formé de 2 pièces d'inégale grandeur, était en réalité issu d'un périanthe trimère,



Fig. 119. — *Anthostema Aubryanum* : deux types de diagrammes floral. (D'après MICHAELIS).

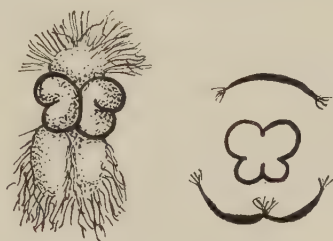


Fig. 120. — *Anthostema Aubryanum* : une fleur mâle et son diagramme.

par soudure de 2 de ses pièces. Il est vrai que, chez les *Sebastiana*, il y avait un androcée tristaminé ; mais n'avons-nous pas observé des Euphorbiacées (*Actinostemon concolor*) où l'androcée était constitué seulement par 2 étamines et même, dans des espèces appartenant à d'autres genres, par une seule.

La collerette d'*A. Aubryanum* est donc bien un périanthe, mais dont 2 des pièces sont soudées ; étamine et collerette forment une fleur.

MICHAELIS signale que l'androcée d'*A. Aubryanum* est parfois constitué par 2 étamines. Les schémas qu'il donne de la fleur bistaminée et de la fleur normale montrent très clairement que l'étamine de cette dernière est le résultat de la fusion de 2 étamines, car elle présente 5 sacs polliniques. Dans toutes les fleurs que nous avons observées — et nous en avons vu beaucoup, — nous avons toujours trouvé des étamines tétraloculaires normales.

En ce qui concerne le périanthe et l'androcée, les fleurs que nous avons étudiées sont donc plus évoluées que celles vues par MICHAELIS.

Ces phénomènes de fusion d'étamines, qui apparaissent exceptionnellement chez *Anthostema*, *Homalanthus* et *Actinostemon*, deviennent la règle absolue chez *Maprounea brasiliensis* St. Hil.

(1) Si notre détermination est exacte, il se pourrait que MICHAELIS ait eu en main une autre espèce que la nôtre.

La fleur de cette espèce (fig. 121) a un périanthe trimère et un androcée constitué d'étamines soudées par leur filet, formant une colonne staminale centrale. Parfois, les sommets des filets et les anthères sont libres.

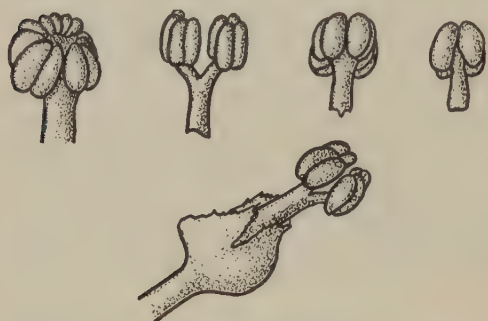


Fig. 121. — *Maprounea brasiliensis* : quelques types d'androcée et, en dessous, une fleur mâle avec son périanthe.

Nous avons observé cette structure dans des fleurs bistaminées.

Mais, dans la plupart des cas, les filets sont entièrement soudés, et alors on observe, au sommet de la colonne staminale, un certain nombre de sacs polliniques, de tailles un peu différentes, placés d'une manière rayonnante autour du sommet. Nous avons vu parfois — assez rarement — 12 sacs polliniques, provenant donc de la coalescence des anthères de 3 étamines ; plus souvent, 8 sacs pol-

liniques, résultant de la coalescence des anthères de 2 étamines, et enfin, rarement, des fleurs avec seulement 4 sacs polliniques.

Dans ce dernier cas, stade ultime de l'évolution de la fleur de cette espèce, nous avons une structure très comparable à celle qui marque le stade « normal » que MICHAELIS a observé chez *Anthostema*, c'est-à-dire une fleur unistaminée à périanthe triphylle.

* * *

Nous parlerons enfin des observations intéressantes faites par MICHAELIS chez *Gymnanthes hypoleuca* Benth. Ce savant a trouvé, dans une même inflorescence cymeuse élémentaire triflore, une fleur terminale périanthée (fig. 122) et articulée, alors que les 2 fleurs secondaires n'ont pas ces caractères. L'une de ces 2 fleurs secondaires est tristaminée, l'autre monostaminée. C'est un exemple remarquable de la réunion, dans une même inflorescence partielle formée d'un petit nombre de fleurs, de stades phylogénétiques très distincts. Cet exemple montre que l'on peut très bien observer la disparition de l'articulation du pédicelle floral par suppression de la partie basale.

* * *



Fig. 122. — *Gymnanthes hypoleuca* : une inflorescence élémentaire. (D'après MICHAELIS.)

Voilà brièvement exposé ce que nous a montré l'étude de quelques fleurs mâles d'Euphorbiacées. Les faits rapportés permettent de se rendre

compte de la multiplicité des chemins qu'a pu suivre l'évolution pour aboutir, en définitive, à une même structure. Nous croyons avoir établi qu'une fleur périanthée, polystaminée, du type *Mercurialis* sert de point de départ à différents phylums d'évolution, aboutissant, par des processus divers, à une fleur unistaminée apérianthée (type trouvé chez *Gymnanthes hypoleuca*) :

a. Réduction simultanée du nombre d'étamines et de pièces du périanthe. L'évolution est jalonnée par des types floraux rencontrés respectivement chez *Sebastiana longispicata* (3 étamines et 3 pièces périanthaires), *Sebastiana Klotzschiana* (3 étamines et 3 pièces périanthaires dont 2 congrescentes), *Gymnanthes lucida* (1 étamine et périanthe réduit à 2 pièces soudées), *Dalembertia populifera* (fleur unistaminée et périanthe réduit à 1 pièce).

b. Processus similaire, mais dans des fleurs à péricladium, avec les types *Dalechampia Roezliana* (n étamines, 4 pièces périanthaires), *Actinostemon conceptionis* (n étamines, périanthe nul), *Actinostemon concolor*, *Euphorbia* (1 étamine articulée, périanthe nul).

c. Toujours dans des fleurs à péricladium, réduction de l'androcée et du périanthe, accompagnée de la coalescence d'étamines, chez *Maprounea brasiliensis* (plusieurs étamines, périanthe de 3 pièces) et chez *Anthostema* (1 étamine, périanthe trimère réduit à une collerette).

Nous avons montré aussi que l'avènement de la structure considérée comme normale, pour la fleur d'une espèce donnée, était expliqué par des structures peu fréquentes, dites aberrantes ou tératologiques, que l'on peut observer chez l'espèce considérée ou chez d'autres.

Ceci nous amène à souligner combien il est important, lorsqu'on cherche à comprendre la structure des fleurs, de ne pas attacher un trop grand prix au plan, le plus fréquemment observé ; les cas rares sont souvent les plus instructifs et détiennent la clef du problème.

Nos observations confirment aussi que les structures monostaminées des Euphorbiacées sont des fleurs, malgré la position terminale de l'étamine. Nous avons indiqué, chemin faisant, tous les faits qui le démontrent.

Il reste à examiner comment ces étamines-fleurs se groupent en inflorescences pour former le cyathium. Il est généralement admis que ces fleurs monostaminées sont disposées en petites cymes unipares scorpioides, axillées chacune par les pièces involucreales. Cependant deux auteurs, Julia HABER et SCHMIDT, la première s'appuyant sur l'anatomie, le second sur l'ontogénie, pensent que le groupement se fait par une cyme bipare passant très rapidement à 2 cymes unipares scorpioides (fig. 123). Nous verrons, dans les chapitres suivants, ce que nous devons en penser.

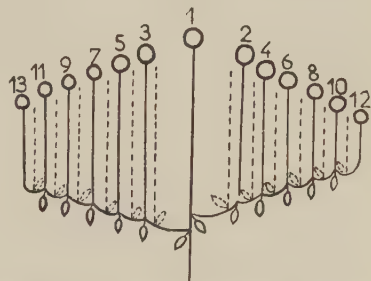


Fig. 123. — Le groupement des étamines-fleurs mâles du cyathium d'Euphorbe. (D'après J. HABER.)

3^o La partie femelle du cyathium.

Si le cyathium est vraiment une inflorescence très contractée, il est logique de rechercher le péricarpe de la fleur femelle, dont le pédoncule se développe beaucoup lors de la floraison. Chez la plupart des Euphorbes, ce gynophore est entièrement dépourvu de toutes pièces pouvant rappeler un péricarpe (1). Cependant, en dessous des carpelles on



Fig. 124. — *Homalanthus populifolius* : une fleur femelle; on remarquera le pédicelle arqué. (D'après Pax.)

peut observer que le pédoncule est dilaté, formant une sorte de disque. Beaucoup d'auteurs, LAMARCK, R. BROWN, RÖPER, WARMIN, CELAKOWSKY, etc., pensent que ce disque représente les restes d'un péricarpe; J. HABER est du même avis et signale avoir observé dans deux espèces, *E. clusiæfolia* Hook. et Arn. et *E. hexagona* Nutt., 3 petites écailles épicalpelles dans la région du disque.

Pour notre part, signalons *E. paganorum*, espèce très remarquable de l'Ouest de l'Afrique et décrite par A. CHEVALIER, qui possède, en dessous des carpelles, un ensemble de pièces nettement différenciées, représentant, à notre avis, un calice (fig. 125).



Fig. 125. — *Euphorbia paganorum* : un cyathium; remarquer le péricarpe bien développé de la fleur femelle. (D'après Aug. CHEVALIER).



Fig. 126. — *Euphorbia cæspitosa* : fleur femelle du cyathium péricarpe.

Poursuivant nos recherches sur ce point, nous avons trouvé chez une *E.* de Bolivie, *E. cæspitosa* Lamk., un calice trimère bien développé (fig. 126). Chacun des sépales est, ainsi que le signalait J. HABER pour d'autres espèces, opposé à un carpelle. Enfin, nous avons constaté chez *E. corollata* L., au-dessous des carpelles, un disque comparable à celui des Euphorbes normales, sauf qu'il est très large et plus ou moins distinctement trilobé (fig. 127). Cette espèce est, à cet égard, intermédiaire entre *E. cæspitosa*, à calice distinct, et nos Euphorbes, où il n'y a sous le gynécée qu'une faible dilatation du pédoncule.

(1) Ce pédicelle ne reste pas rectiligne, comme c'est le cas pour les gynophores de Caryophyllacées, de Capparidacées ou de Combrétacées, par exemple. Il devient arqué. Dans la famille des Euphorbiacées, il existe des espèces d'autres genres, dans lesquelles le pédicelle de la fleur femelle est arqué : *Homalanthus populifolius* Graham. (fig. 124), *H. novoguineensis* (Warb) Gauterb et K. Schum, *H. nutans* (Forst.) Pax.

Euphorbia paganorum, *E. caespitosa*, *E. corollata*, nos Euphorbes indigènes, sont les chaînons d'une réduction progressive du périanthe de la fleur femelle du cyathium. Dans l'état le plus évolué, le plus fréquent, le périanthe n'est plus représenté que par une sorte de petit disque hypogyne.

4° Les éléments constitutifs de l'enveloppe du cyathium.

a. **Les glandes.** — PAYER, dans son *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, signale qu'au début les 5 pièces de ce qu'il appelle le « calice » du cyathium sont libres ; elles ne deviennent concrescentes qu'ensuite. Longtemps après l'apparition des étamines et du pistil, on voit poindre, dans les intervalles qui séparent les divisions de ce sac, de petits mamelons, premières ébauches des glandes.

J. RØPER, qui, le premier, a formulé et donné des arguments à la théorie du cyathium, pense que les glandes sont des productions commissurales pourvues parfois d'un appendice pétaloïde.

D'après WARMING, les appendices glandulaires résultent de la concrescence des stipules bractéales 2 par 2.

Pour SCHOUTE, les glandes, avec les appendices que l'on rencontre dans certaines espèces et dont nous aurons l'occasion de parler plus loin, sont des productions commissurales.

Selon BRODMAN, l'anatomie indiquerait que chaque glande résulterait de la fusion de 2 glandes simples qui réapparaîtraient dans des virescences. Cet auteur pense que chaque glande simple est homologue d'une fleur mâle composée d'une étamine et de son pédoncule, c'est-à-dire d'un axe. Le corps glanduleux correspondrait à l'anthère. On pourrait aussi, à son avis, reconnaître parfois le connectif.

Julia HABER a une opinion sensiblement identique. Les glandes seraient caulinaires et représenteraient une paire de rameaux secondaires concrescents.

GLUCK et TROLL considèrent les « productions commissurales » comme les phyllomes réels et les « bractées involucales » comme des stipules inter-pétiolaires.

Nous allons essayer de résoudre ce problème à l'aide des observations de nos prédécesseurs et de nos propres constatations.

Observons le cyathium le plus âgé d'une inflorescence d'*Euphorbia Esula* L. Il termine les axes principaux. Au-dessous de ce cyathium, des

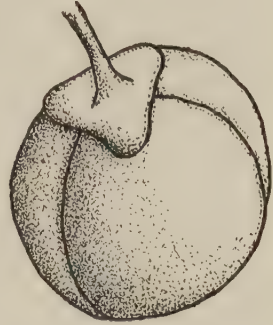


Fig. 127. — *Euphorbia corollata* : fleur femelle du cyathium avec un rudiment de périanthe.

feuilles axillent des rameaux secondaires terminés eux aussi par un cyathium. Mais le premier cyathium, celui qui termine les axes principaux, diffère sensiblement des cyathiums suivants. Alors que ces derniers sont construits d'après le schéma connu, le cyathium qui les précède est, lui, entièrement mâle. Son involucre est composé non pas de 5 pièces, comme c'est le cas dans les cyathiums normaux, mais d'un nombre en général plus élevé. En outre, les pièces de l'involucre peuvent être libres, alors qu'elles sont toujours étroitement soudées dans les autres. Il nous a semblé intéressant d'étudier comparativement, en détail, ces cyathiums, surtout en ce qui concerne l'appareil involucrel.



Fig. 128. — *Euphorbia esula* : une bractée d'un cyathium (celle-ci est entièrement libre à gauche et pas entièrement soudée à droite).

Observons une bractée involucrelale, mais choisissons-en une qui ne soit pas soudée à ses voisines. Ainsi, dans la figure 128, en avons-nous reproduit une qui était presque entièrement libre. Elle est foliacée et porte au sommet deux glandes. Celles-ci, comme on peut le voir sur la figure, n'ont pas la forme en croissant des glandes habituelles du cyathium de cette espèce. La raison en est que ces dernières sont doubles, résultant de la fusion de deux glandes de deux pièces involucrelales voisines ; le produit de cette union est une glande en croissant.

Nous avons pu observer les divers stades de cette fusion (fig. 129).

Ces observations démontrent que l'explication de GLÜCK et TROLL, assimilant les glandes aux phyllomes réels et considérant les bractées involucrelales comme des stipules interpétio-laires, ne peut être retenue.

Les glandes normales ont bien une nature double : BENTHAM a, le premier (1880) à notre connaissance, défendu ce point de vue, et, plus récemment (1925), l'étude anatomique de J. HABER

l'a confirmé. Mais nous ne partageons pas l'opinion de cette dernière, lorsqu'elle assimile les glandes à des paires de rameaux secondaires. A cet égard, la comparaison avec des feuilles végétatives, des bractées d'inflorescences et de fleurs d'autres Euphorbiacées, est très suggestive.

Examinons, par exemple, une bractée de l'inflorescence de *Ricinus*

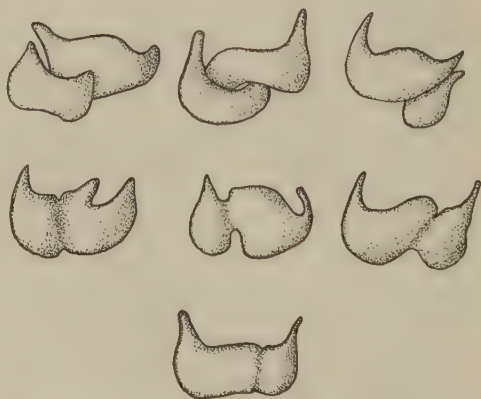


Fig. 129. — *Euphorbia esula* : quelques stades de la fusion de deux glandes stipulaires des bractées du cyathium aboutissant à la formation des glandes involucrelales classiques.

communis (fig. 130). A chaque angle et vers l'intérieur, nous trouvons une glande pédicellée qui est manifestement stipulaire.

Un cas intéressant à signaler est aussi celui de *Sebastiana Klotzschiana* Müll. Arg. Nous y avons étudié plus spécialement les pièces stériles d'une inflorescence. A la base de celle-ci, nous avons trouvé une fleur femelle axillée par une bractée (fig. 131 *a*) constituée de la manière suivante : un pétiole élargi, surmonté d'un limbe réduit et flanqué de stipules bilobées (*st*). Celles-ci sont légèrement soudées, ce qui a été possible du fait qu'elles sont situées à l'extérieur du pétiole. Plus haut, l'inflorescence devient mâle et les bractées axillent de petites inflorescences secondaires de fleurs de ce sexe. Les bractées les plus basses (fig. 131 *b*) sont constituées par une partie centrale foliacée très réduite, unie de chaque côté avec une stipule foliacée bilobée (*st*). Ces stipules sont sensiblement identiques à celles que nous avons décrites dans la bractée de la fleur femelle. Plus haut, les bractées (fig. 131 *c*) des petites inflorescences mâles ont une partie centrale identique à la bractée précédemment décrite, mais des stipules très différentes, transformées plus ou moins complètement en appareil nectarifère (*gl*). Enfin, dans les bractées situées plus haut encore (fig. 131 *d*) comme celles des bractées involucreales de cyathium, il y a, à la place des stipules, 2 glandes (*gl*) plus ou moins pédicellées mais situées vers l'intérieur de la bractée.

Cette espèce de *Sebastiana* est donc intéressante, parce que nous y voyons la modification de l'appareil stipulaire, qui, primitivement

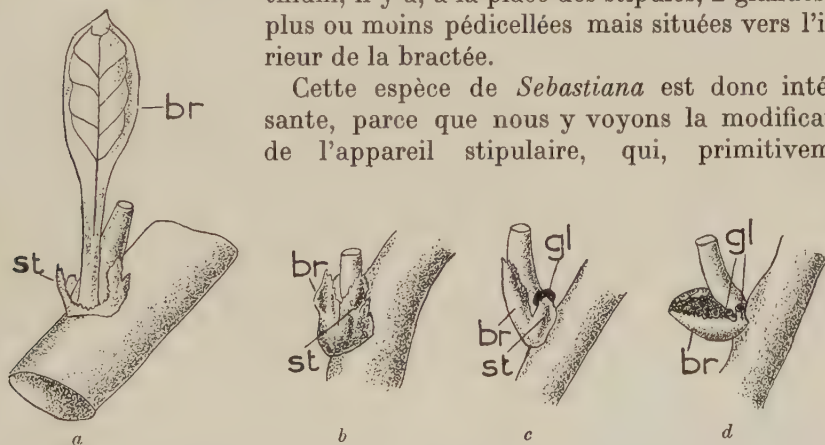


Fig. 131. — *Sebastiana klotzschiana* : différents types d'appareils stipulaires.

(*br*, feuille bractéale ; *st*, stipule ; *gl*, glande stipulaire.)

foliacé, devient glandulaire. Retenons aussi, et il convient de le souligner, les changements de position de l'appareil stipulaire par rapport à la feuille bractéale proprement dite ; d'extérieur, celui-ci devient intérieur.

Un autre fait nous paraît intéressant à souligner chez *S. Klotzschiana*, mais ayant trait aux pièces du périanthe (1) de la fleur femelle, non aux bractées inflorescentielles (fig. 133).

Le périanthe, comme c'est le cas normal dans la fleur femelle des Euphorbiacées *Hippomanex*, est trimère et alternicarpelle.

Il est intéressant de comparer la structure de ses pièces avec les bractées que nous avons étudiées plus haut, d'une



Fig. 132.



Fig. 133.

Fig. 132. — *Excoecaria acerifolia* : une pièce périanthaire pourvue de stipules plus ou moins glanduleuses.

Fig. 133. — *Sebastiana Klotzschiana* : pièces périanthaires présentant des glandes stipulaires.

part, et avec les pièces involu-
crales du cyathium des Euphorbes, d'autre part. En effet, elles sont constituées par une partie centrale foliacée-denticulée, comme les bractées des inflorescences partielles mâles, mais la base de ces dernières est moins élargie. On a une explication de cet élargissement de la base quand on constate que, vers le milieu de la pièce périanthaire, il y a une glande en tous points comparable à celle de la base des feuilles bractéales. Cette glande est accompagnée par une petite denticulation rappelant un des deux lobes de la stipule de la bractée inflorescentielle. Il y a donc ici un organe absolument homologue des bractées que nous avons déjà décrites plus haut. Cependant, un fait nouveau existe, celui de la concrescence de l'appareil stipulaire avec la base de la feuille, de telle sorte que la glande se trouve placée maintenant vers le milieu de la pièce qui la porte. Que ce phénomène de concrescence soit plus poussé, et la glande stipulaire sera située encore plus haut. Il n'est qu'à comparer la figure reproduisant une pièce périanthaire de *Sebastiana Klotzschiana* avec une bractée involucreale du cyathium d'*Euphorbia* pour se rendre compte de l'homologie de ces deux organes.

Un cas intéressant à signaler aussi est celui d'*Endospermum quadriloculare* Pax et K. Hoffm., où nous voyons le pétiole foliaire porter, de part et d'autre, deux glandes plus ou moins pédicelées (fig. 134).

Un dernier argument pourrait être apporté par ceux qui nient la valeur stipulaire des glandes de cyathium : souvent les feuilles végétatives

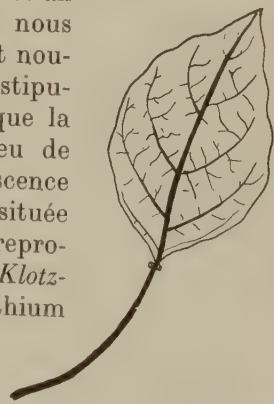


Fig. 134. — *Endospermum quadriloculare* : feuille présentant deux glandes sur le pétiole, juste avant le limbe.

(1) Les pièces périanthaires d'autres espèces sont également pourvues de stipules plus ou moins glanduleuses. C'est le cas, par exemple, de *Dalembertia populifera*, d'*Excoecaria acerifolia* F. Didr. (fig. 132), etc.

d'*Euphorbia* ne sont pas stipulées ; il n'y aurait donc que les feuilles involucreales du cyathium qui le seraient.

Nous pensons que les feuilles d'*Euphorbia* sont dépourvues de stipules par avortement de celles-ci. En effet, nous avons observé que les feuilles supérieures de l'axe fertile d'*Euphorbia serrata* L. présentaient fréquemment de petites stipules situées vers l'intérieur du point d'insertion de la feuille. Il est à remarquer aussi que, chez les Euphorbiacées normalement stipulées, on trouve beaucoup plus fréquemment les appareils glandulaires liés aux feuilles plus ou moins modifiées des parties fertiles.

En résumé, l'interprétation des glandes du cyathium la plus conforme aux enseignements de la morphologie est celle qui considère ces organes comme des formations commissurales stipulaires.

Il conviendrait de se rendre compte si l'anatomie s'accorde avec cette interprétation.



Fig. 136. — *Gardenia triacantha* : appareil stipulaire des feuilles végétatives (f).

a, stipules (st) libres; b, stipules soudées deux à deux ; (fl, fleur terminale.)

son mémoire ; le tronc vasculaire (g, g') des glandes du cyathium peut être émis aussi bien à différents niveaux de l'axe du cyathium qu'à partir du faisceau vasculaire de la bractée involucreale (b).

b. **Comparaison avec les Rubiacées.** — L'appareil stipulaire des Euphorbiacées évoque celui des Rubiacées. Ici aussi, les stipules (st) sont tantôt libres, tantôt soudées deux à deux. Les deux stipules soudées appartiennent chacune à l'une des deux feuilles opposées [*Gardenia triacantha* DC. (fig. 136), *Bertiera racemosa* K. Schum. (fig. 137), etc.].

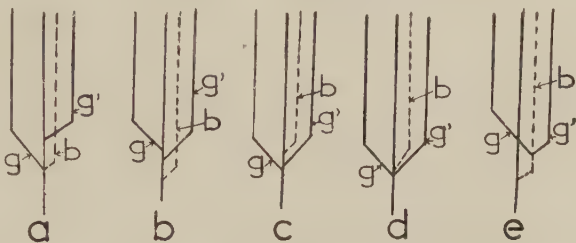


Fig. 135. — Les divers modes d'émission des cordons vasculaires irriguant les glandes (g, g') et les bractées (b). (D'après J. HABER.)

Étant donné les diverses positions des stipules, la course des cordons vasculaires ne peut être la même dans tous les cas. Aussi ne doit-on pas être surpris que J. HABER ait décrit une diversité dans l'émission des cordons vasculaires irriguant les glandes du cyathium. Nous reproduisons (fig. 135) les schémas qu'elle figure dans

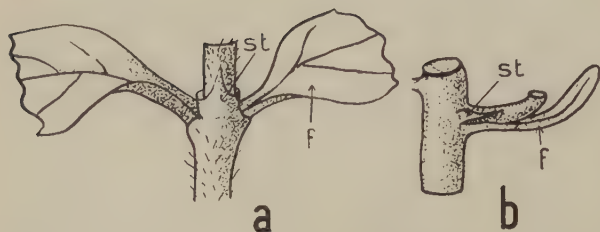


Fig. 137. — *Bertiera racemosa* : appareil stipulaire des feuilles végétatives (f).

a, stipules (st) soudées deux à deux ; b, stipules libres.

plusieurs types anatomiques, dont nous décrivons, ci-après, les principaux :

Dans le type *Bertiera racemosa* (fig. 138 a), la vascularisation des stipules, figurée par la flèche en traits pleins (st), se greffe directement sur celle de la feuille (f) ; la flèche en pointillé figure un faisceau qui restera dans la feuille, mais séparé de l'arc vasculaire principal.

On remarque, sur le schéma, la vascularisation de l'axe (va) dans laquelle l'émission des feuilles opposées a occasionné deux brèches.

Il en va autrement dans l'émission des feuilles et des stipules d'*Amaralia Scherborniæ* Wernham (fig. 138 b) ; l'émission de l'arc vasculaire foliaire (f) détermine, comme dans le cas précédent, une large brèche dans la vascularisation de l'axe, mais la vascularisation des stipules (st)

Cette diversité de structure morphologique se traduit dans l'anatomie, comme chez les Euphorbiacées. M^{lle} PARÈS a étudié en détail (1) l'émission des feuilles et des stipules chez diverses Rubiacées et mis en évidence l'existence de

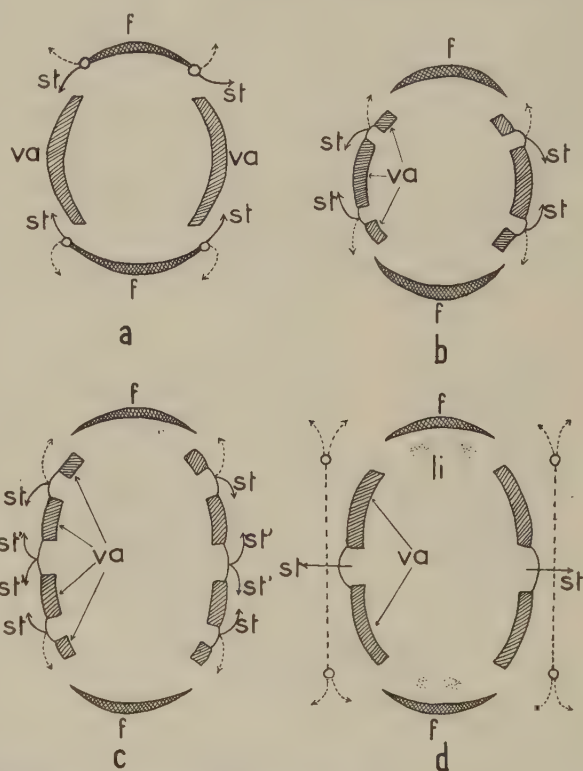


Fig. 138. — Anatomie de l'émission des feuilles et stipules de Rubiacées.

a, *Bertiera racemosa* ; b, *Amaralia Scherborniæ* ; c, *Canthium anomocarpum* ; d, *Urophyllum hirtellum*.

[f, vascularisation de la feuille ; va, vascularisation de l'axe ; li liber interne ; à partir de brèches dans la vascularisation de l'axe, des éléments vasculaires (st, st') se dirigent vers les stipules (flèches en trait continu), d'autres vont dans le pétiole foliaire (flèches en pointillé).] (D'après Yvette PARÈS, observations inédites.)

(1) Observations inédites.

n'y est plus émise par celle de la feuille ; elle se greffe sur celle de l'axe, et chaque stipule y détermine une nouvelle petite brèche. Il est à noter que la vascularisation qui est émise au niveau de chacune d'elles se divise en deux parties ; l'une d'entre elles (flèche en trait plein) irrigue la stipule, l'autre se dirige vers la feuille (flèche en pointillé), où elle forme un faisceau libéro-ligneux supplémentaire situé en avant de l'arc vasculaire issu de la brèche principale.

Dans le type *Canthium anomocarpum* DC. (fig. 138 c), outre les brèches existant chez *Amaralia*, il y a, par paire de stipules, une brèche secondaire supplémentaire. Les éléments vasculaires (*st'*) qui en sont issus se dirigent par moitié dans chacune des stipules.

Dans le type *Urophyllum hirtellum* Benth. (fig. 138 d), l'émission des feuilles opposées et de leurs stipules détermine quatre brèches dans l'anneau vasculaire ; deux d'entre elles correspondent à l'arc foliaire proprement dit ; les deux autres, situées dans un plan perpendiculaire aux premières, donnent naissance à un ensemble vasculaire qui, lui-même, se divise en trois parties : la partie médiane fournit la vascularisation des stipules (*st*) ; les deux branches latérales (en pointillé) se dirigent vers les feuilles (*f*) proprement dites, dans lesquelles elles constituent des faisceaux supplémentaires.

L'anatomie ne peut donc pas être invoquée contre l'interprétation que nous avons donnée plus haut des glandes du cyathium.

c. *Les appendices.* — Le problème du cyathium semble se compliquer lorsque ce dernier possède, outre les glandes habituelles, des organes que les auteurs appellent du nom général d'*appendices*. Dans certains cas, ceux-ci évoquent à s'y méprendre une corolle, à telle enseigne qu'un esprit même assez averti peut en être impressionné. La photographie que nous donnons d'un fragment d'*Euphorbia corollata* (fig. 139) en est un exemple très suggestif, d'autant plus que les gynophores ne sont pas encore développés. Le cyathium de cette espèce est un cyathium normal d'une Euphorbe indigène, sauf que chacune des glandes de l'involucre est



Fig. 139. — *Euphorbia corollata* : fragment d'inflorescence.

flanquée, vers l'extérieur, d'une pièce pétaloïde blanche ayant des dimensions importantes par rapport aux autres pièces du cyathium, comme le montre la figure 140. Cet exemple est d'autant plus intéressant que le cyathium est parfaitement actinomorphe, alors que l'on constate souvent qu'il y a, du côté où s'infléchit le gynophore, un avortement d'une glande (1). La ressemblance avec une fleur pentamère est vraiment très frappante.

Nous avons pu étudier, plus en détail,

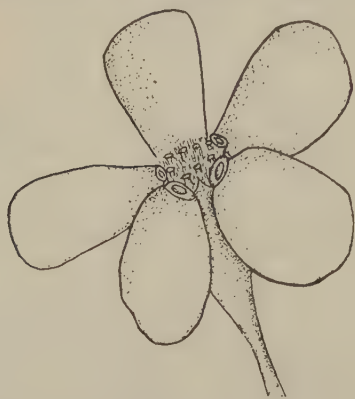


Fig. 140. — Un cyathium d'*Euphorbia corollata*; remarquer l'importance des appendices pétaloïdes.

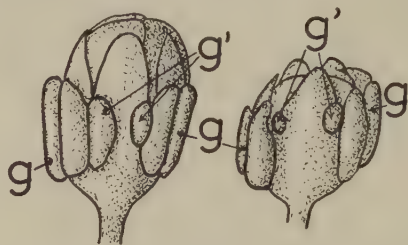


Fig. 141. — Boutons floraux de *Banisteria leona*.
(g, glandes normales; g', glandes atrophiées.)

une autre Euphorbe présentant des appendices pétaloïdes, *E. variegata* Sims, assez souvent cultivée comme plante ornementale dans les jardins du Midi de la France. Les premiers cyathiums qui se développent sont acti-

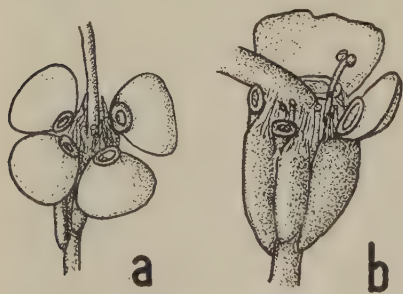


Fig. 142. — *Euphorbia variegata*.

a, cyathium normal à quatre glandes et quatre appendices pétaloïdes; b, cyathium à quatre glandes et deux appendices pétaloïdes.

nomorphes et isomères, en ce sens qu'ils ont le même nombre de bractées involucales et de glandes accompagnées d'appendices. Le nombre des pièces y est, en général, supérieur à 5. Nous en avons rencontré qui présentaient 7-8 pièces involucales et autant de glandes accompagnées de leurs appendices. Ces cyathiums ont un gynécée rudimentaire, non fonctionnel, alors que les suivants ont leur partie femelle normalement développée (fig. 142) et ne sont plus isomères, car les glandes accompagnées de leurs appendices pétaloïdes y sont au

nombre de 4, alors qu'il y a 5 bractées involucales (fig. 142 a).

Nos observations, sur un grand nombre de cyathiums, nous ont permis

(1) Un phénomène d'inhibition comparable peut être observé chez une Malpighiacée africaine, *Banisteria leona* Cav. (fig. 141). Chacune des pièces du calice est, en effet, pourvue de part et d'autre d'une glande plus ou moins volumineuse (g). Il est intéressant de constater que la pièce calicinale située dans le plan de zygomorphie de la fleur présente un appareil glandulaire (g') très réduit par rapport à celui des autres sépales.

de conclure qu'il existe un rapport étroit entre les appendices et les glandes. En effet, nous n'avons jamais rencontré aucun de ces appendices pétaloïdes en dehors de la présence de glande. Par contre, nous avons pu constater tous les termes de la réduction des appendices allant jusqu'à leur disparition. Dans certains cyathiums, la réduction était inégale, de sorte qu'on pouvait y observer, par exemple, deux glandes accompagnées d'appendices, alors que les deux autres en étaient entièrement dépourvues (fig. 142 b).

Dans quelques cas, assez rares, nous avons pu noter la présence de deux appendices à la place d'un seul. Y a-t-il ici dédoublement ? Nous ne le pensons pas. Ayant montré que les glandes sont des organes doubles, il s'ensuit que les

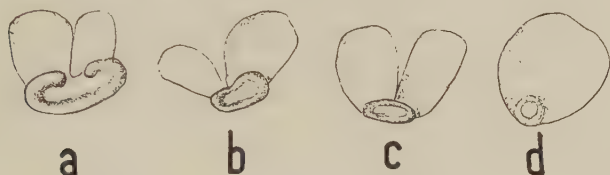


Fig. 143.

Fig. 143. — *Euphorbia variegata* : divers stades de la fusion de deux appendices et de deux glandes.

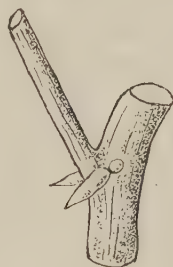


Fig. 144.

Fig. 144. — *Epiprinus malayanus* : l'appareil stipulaire. (D'après PAX et K. HOFFMANN.)

appendices qui en sont solidaires ont la même nature. L'état divisé qu'on rencontre parfois correspond à l'état primitif des glandes et, par conséquent, des appendices. Et, en effet, nous avons pu observer, çà et là, qu'un début de bipartition de la glande avait entraîné la bipartition complète de l'appendice correspondant (fig. 143 a, b).

Inversement, à une bipartition de l'appendice ne correspond pas forcément une division de la glande correspondante. La figure 143 c représente un cas où l'appendice pétaloïde était divisé, la glande étant entière.

En conclusion, nous pensons que les appendices, comme les glandes, font partie de l'appareil stipulaire des bractées involucreales et qu'ils sont, comme elles, des organes doubles. Les quelques cas « aberrants », cités plus haut sont des rappels de cet état ancestral. On peut, d'ailleurs, trouver dans l'appareil végétatif des exemples qui nous permettent d'étayer notre interprétation. Ainsi, à la base du pétiole de la feuille végétative d'*Epiprinus malayanus* Griff. var. *Balansæ* Pax et K. Hoffm., on trouve un appareil stipulaire de la feuille végétative constitué par une stipule foliacée proprement dite, au-devant de laquelle est située une glande (fig. 144).

De même, les feuilles situées dans l'inflorescence d'*Excæcaria agallocha* L. var. *genuina* Müll. Arg. sont réduites à l'état de bractées aux deux angles desquelles on observe une stipule foliacée et une glande (fig. 145).



Fig. 145. — *Excæcaria agallocha* : l'appareil stipulaire. (D'après PAX.)

5° Groupements de fleurs rappelant le cyathium.

Dans ce qui précède, nous avons voulu attirer l'attention sur la valeur des diverses pièces du cyathium. Nous allons voir maintenant dans quelle mesure certains faits observés dans les inflorescences d'Euphorbiacées autres que les Euphorbes s'accordent avec nos conclusions.

a. **Ricinus communis L.** — Voyons, pour commencer, comment est constitué l'appareil reproducteur de *Ricinus communis*. On sait que cette espèce est monoïque; ses fleurs sont groupées en grappe de petites cymes. Au sommet de la grappe, les cymes sont uniquement composées de fleurs femelles, tandis que les cymes les plus basses sont uniquement mâles. Entre les deux, certaines petites cymes ont une fleur terminale femelle, les autres fleurs étant mâles, formant ainsi un ensemble dans lequel les organes femelles sont situés au sommet de l'inflorescence. C'est un fait intéressant à signaler, car une telle disposition est peu fréquente. Un autre détail, dont l'intérêt apparaîtra plus loin, mérite d'être signalé : les fleurs mâles sont disposées en cymes. Notons aussi, ainsi que nous l'avons déjà signalé, que les bractées des inflorescences secondaires sont constituées par une petite pièce entière, flanquée, de part et d'autre, d'une glande stipulaire.

b. **Argomuellera macrophylla Pax.** — Une autre Euphorbiacée, *Argomuellera macrophylla*, que nous avons récoltée dans l'arboretum de la

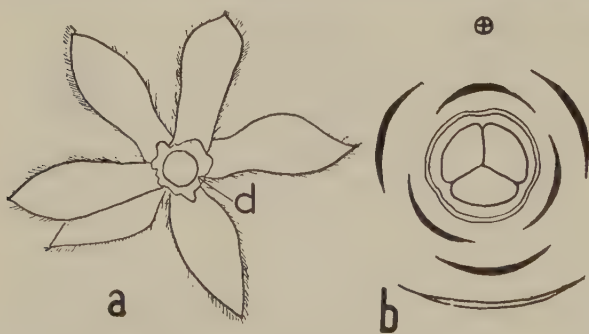


Fig. 146. — *Argomuellera macrophylla*.

a, fleur femelle à périanthe polymère; le gynécée a été enlevé pour montrer le disque (d); b, diagramme d'une fleur femelle à périanthe hexamère.

forêt du Banco, près d'Abidjan, présentait une inflorescence très semblable à celle de *Ricinus communis*. Dans cette espèce, les cymes de la grappe étaient plus réduites que chez *Ricinus*, mais, comme chez le Ricin, les fleurs femelles se trouvaient au sommet de la grappe, les fleurs mâles se trouvant vers le bas. Ici, en outre, nous avons pu observer

des faits particulièrement intéressants dans la zone de passage entre les parties mâle et femelle de l'inflorescence.

Pour mieux les comprendre, voyons comment est constituée la fleur mâle de cette espèce. Elle a un périanthe constitué par un cycle de 3 pièces d'un brun verdâtre; à l'intérieur, on trouve une trentaine d'étamines

à filets allongés, piquées sur un réceptacle plus ou moins nectarifère.

Les fleurs femelles, elles, présentent un périanthe, en général polymère. On trouve bien quelques fleurs à périanthe de 3 pièces, mais, en général, il y en a un nombre plus élevé, parfois 7. Le gynécée est habituellement trimère, exceptionnellement tétramère ou dimère (fig. 147). Entre le gynécée et le périanthe se trouve un disque (fig. 146, d).

Les fleurs normales étant ainsi rapidement décrites, étudions maintenant la structure des fleurs que l'on trouve dans la portion de l'inflorescence intermédiaire, sise entre la partie mâle et la partie femelle. La



Fig. 147. — *Argomuelleria macrophylla* : une fleur bicarpellée (a) et son diagramme (b).



Fig. 148.

Fig. 148. — *Argomuelleria macrophylla* : une fleur hermaphrodite.



Fig. 149.

Fig. 149. — *Argomuelleria macrophylla* : passage de l'étamine au carpelle.

plupart des fleurs, ici, ne sont pas unisexuées-monoïques, mais hermaphrodites. Nous avons pu observer des fleurs ayant, par exemple, 3 pièces périanthaires comme la fleur mâle, avec 10 étamines (fig. 148) et 2 ou un seul carpelle. Nous n'avons, par contre, jamais vu de fleurs possédant 3 carpelles *en même temps* que des étamines. Mais nous avons observé tous les stades intermédiaires entre étamine et carpelle (fig. 149) et constaté aussi que, dès que l'une des étamines était plus ou moins transformée en carpelle, le nombre d'étamines était inférieur à ce qu'il est normalement dans la fleur mâle et que les filets étaient beaucoup moins longs, mais plus larges que dans la fleur normale. Certaines fleurs



Fig. 150.

périanthaire munie de sacs polliniques.



Fig. 151.

Fig. 150. — *Argomuelleria macrophylla* : fleur hermaphrodite à deux étamines.

Fig. 151. — *Argomuelleria macrophylla* : une pièce

avaient un nombre très restreint d'étamines, 2-3 (fig. 150).

Comment se fait-il que les fleurs femelles de cette espèce aient un

périanthe pléiomère, par rapport aux périanthes des fleurs mâles ? La solution nous a été fournie par certaines fleurs hermaphrodites dont certaines étamines se présentaient sous forme d'une pièce ressemblant beaucoup aux pièces périanthaires, mais munie de chaque côté de deux sacs polliniques (fig. 151). Cette observation jointe au fait que les diagrammes des fleurs femelles présentent une grande diversité, sauf en ce qui concerne les trois pièces les plus externes, nous incite à penser que le périanthe interne des fleurs femelles de cette espèce est d'origine staminale.



Fig. 152. — *Mercurialis ambigua* : une inflorescence monoïque. (D'après B. DURAND, observations inédites.)

c. **Mercurialis.** — Des phénomènes comparables peuvent être observés chez *Mercurialis annua* L. Ainsi BAILLON, MASTERS, HOFFMANN, MOLLIARD signalent des modifications des organes sexuels dans cette espèce. MICHAELIS signale avoir observé une inflorescence mâle terminée par une fleur femelle. Nous avons donc ici une structure analogue à celle que nous avons décrite chez *Ricinus* et chez *Argomuelleria macrophylla*, sauf qu'il n'y a qu'une fleur femelle au sommet de l'inflorescence mâle, constituée par une grappe de petits ensembles cymeux (fig. 152).

Si nous mentionnons plus spécialement ces faits, c'est qu'ici le déterminisme de l'apparition des fleurs femelles est mieux connu ; d'après MOLLIARD, la chaleur favorise, chez la Mercuriale, la production d'individus femelles. Un de nos élèves, Bernard DURAND (1), a complété, avec beaucoup de détails, ces observations. Les *Mercurialis* monoïques sont séparées par les systématiciens des *Mercurialis annua* typiques, qui sont

dioïques. Pour les uns, c'est une variété ; pour d'autres même, c'est une espèce distincte, *M. ambigua* L. Or, quelle que soit la dénomination qu'on leur donne, on s'aperçoit que les pieds monoïques sont peu fréquents en France, sauf dans les régions les plus chaudes (Pyrénées-Orientales, par exemple). Par contre, *Mercurialis annua* dioïque est rare en Afrique du Nord, où on ne la rencontre qu'en altitude. Ainsi, il semble que l'appré-

(1) Observations encore inédites.

ciation de MOLLIARD concernant l'influence de la température soit valable.

Il est intéressant de signaler aussi que des graines de *M. ambigua* récoltées à Banyuls et semées à Montpellier — où l'on ne trouve, d'une manière générale, que *M. annua* typique — ont donné naissance à des pieds qui avaient conservé, en première génération, la monoécie des parents.

Il y a plus; on connaît une sous-espèce de *M. annua* qui pousse dans un groupe d'associations des rochers calcaires du Midi (*Asplenietalia glandulosi* Br.-Bl. et H. Meier); il s'agit de *M. annua* L. sp. *Huetii* (Hanry) Müll. Or cette sous-espèce est dioïque dans les environs de Montpellier, alors qu'elle est monoïque dans les régions plus chaudes (Pyrénées-Orientales, par exemple). Il nous paraît, devant ces faits, que la température joue un rôle dans la distribution des sexes dans l'inflorescence.

Dans les trois cas cités, on note la présence d'inflorescences avec fleurs femelles groupées au sommet d'inflorescences dont la partie inférieure était constituée par de petits ensembles cymeux de fleurs mâles. On peut observer que, dans certains cas, il n'y a qu'une fleur femelle et qu'alors elle est placée au sommet de l'inflorescence. Chez *Mercurialis annua*, cette disposition anormale semble être déterminée par l'influence de la température, comme l'a affirmé MOLLIARD.

d. *Jatropha multifida* L. — Étudions maintenant une inflorescence de *Jatropha multifida* L., que nous avons pu étudier en détail lors de notre séjour en Côte-d'Ivoire. On y trouve des fleurs femelles et des fleurs mâles : un axe principal A_0 porte, en général, 5 à 8 feuilles modifiées (fig. 153, 1, 2, 3..., 7) et disposées suivant un indice phyllotaxique de 2/5. A l'aisselle de ces feuilles se développent des axes secondaires sur lesquels nous reviendrons tout à l'heure. Au sommet de l'axe principal, il y a une fleur. Dans tous les cas observés, cette fleur était femelle. Elle est le plus souvent tricarpellée, mais nous en avons trouvé n'ayant que 2 carpelles. Nous n'avons pas pu réussir à déterminer la préfloraison du calice de cette fleur; mais nous avons observé que, toujours, un des sépales était adossé à la dernière feuille bractée d'inflorescence secondaire, portée par l'axe principal.

Prenons un exemple précis, en nous reportant à la figure 153. Elle représente une inflorescence dont l'axe principal porte d'abord 7 feuilles

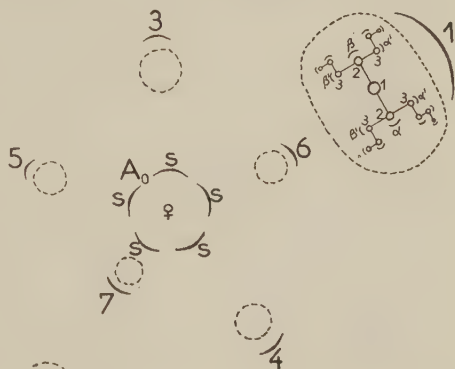


Fig. 153. — *Jatropha* : une inflorescence dont l'axe principal (A_0) est terminé par une fleur femelle; les feuilles 1, 2, 3 ..., 7 sont les bractées d'inflorescences mâles cymeuses. Le détail d'une de ces inflorescences mâles est figuré à l'aisselle de 1.

femelle termine cet axe. On s'aperçoit que l'un des sépales (s) est opposé à la bractée 7. Si on va plus avant dans l'investigation, on s'aperçoit que chacun des 5 sépales se trouve sur la même génératrice qu'une des feuilles bractées de l'axe principal.

Par conséquent, le calice de la fleur femelle terminale continue la spirale génératrice des feuilles de l'axe principal. L'inflorescence, elle-même, est une grappe terminée par une fleur, définie.

Étudions maintenant une inflorescence secondaire se développant à l'aisselle des feuilles de l'axe principal. Celle-ci peut, dans les ensembles les plus ramifiés, être constituée comme l'inflorescence principale, c'est-à-dire être une grappe. Nous y avons constaté que l'axe A_1 , outre les 2 préfeuilles, porte 1, 2, ou rarement 3 feuilles, axillant des inflorescences tertiaires. La fleur terminale de ces grappes est soit [une fleur femelle, soit une fleur mâle. Mais, le plus souvent, les ensembles sont moins ramifiés ; sur l'axe A_1 , terminé par une fleur (1), il ne subsiste plus que les 2 préfeuilles (α et β) à l'aisselle desquelles se développent des axes A_2 , terminés par une fleur mâle. Dans ce cas, nous avons observé que la fleur terminale 1 de l'axe A_1 est toujours mâle. Les axes A_2 sont construits comme les axes A_1 , avec 2 préfeuilles α' et β' axillant des axes A_3 , et terminés également par des fleurs mâles. Nous sommes ici en présence d'un début d'une cyme bipare. Celle-ci commence régulièrement, puis passe rapidement à des cymes unipares.

Étudions maintenant de plus près les cymes entièrement constituées de fleurs mâles. Pour cette recherche, il est intéressant d'avoir des points de repère dans la préfloraison des fleurs. La vernation des sépales, très difficile à déterminer, est très vraisemblablement quinconciale, comme l'indique leur position par rapport aux feuilles de l'axe qui porte la fleur. Les pétales ont une préfloraison convolutive, mais le sens de leur recouvrement varie suivant les fleurs ; il va tantôt de droite à gauche, tantôt de gauche à droite. Nous avons observé, en ce qui concerne le sens d'enroulement de la corolle, que les fleurs sont régulièrement antidromes en α et homodromes en β . Les cymes unipares terminant les inflorescences sont composées de fleurs régulièrement antidromes. Ce sont donc des cymes scorpioides. En définitive, l'inflorescence la plus fréquente de *Jatropha* sp. est une grappe définie de cymes bipares passant à des cymes unipares scorpioides ; la fleur terminale de la grappe est femelle ; toutes les fleurs constituant les inflorescences secondaires sont mâles.

Comme on le voit, l'étude de cette inflorescence est particulièrement intéressante, parce qu'elle présente un curieux arrangement des fleurs mâles et des fleurs femelles. Ces dernières sont situées au sommet des inflorescences, considérées dans leur ensemble, ce qui est assez rare, tandis que les fleurs mâles sont disposées en ensembles cymeux plus ou moins ramifiés. Un simple coup d'œil au diagramme de cette inflorescence fait penser au cyathium d'*Euphorbia*. Il y a, certes, des différences ; l'ensemble inflorescentiel est ici peu contracté, les fleurs y sont encore peu réduites, le périanthe de la fleur femelle diffère de celui de la fleur

femelle du cyathium, mais l'ensemble de l'organisation est vraiment bâti sur le même type. Nous appellerons *paracyathium* un tel type d'inflorescence présentant une structure parallèle au cyathium des Euphorbes, mais moins contractée. Cette organisation *paracyathiale* est normale dans cette espèce de *Jatropha*. Elle est annoncée par les structures que nous avons décrites chez *Ricinus*, chez *Argomuelleria macrophylla* et parfois même chez *Mercurialis annua*.

BAILLON signale d'autres cas analogues. Voici ce qu'il écrit, parlant des *Xylophylla* et des *Euphyllanthus* : « On voit apparaître d'abord 1 fleur, le plus souvent femelle; puis, latéralement, 2 fleurs mâles, puis 2 fleurs mâles aux côtés de celles-ci, et ainsi de suite. Cependant, il peut y avoir dans une semblable cyme deux ou plusieurs fleurs femelles; ce sont toujours les premières qui se produisent. »

e. ***Monotaxis linifolia* Brongn.** — Mais il existe des cas où le *paracyathium* a une structure plus contractée et se rapproche sensiblement du cyathium. C'est le cas, par exemple, d'une Euphorbiacée herbacée d'Australie, *Monotaxis linifolia* Brongn. En l'absence de matériel frais, nous en avons fait l'étude sur du matériel conservé dans l'herbier de l'Institut botanique de Montpellier. L'inflorescence de cette espèce (fig. 154) est, comme chez *Jatropha*, une grappe terminée par une fleur femelle, avec, au-dessous de la fleur femelle, un nombre réduit de petites cymes de fleurs mâles. A la différence de ce que nous avons vu chez *Jatropha*, l'axe principal est « télescopé ». Entre le péricarpe de la fleur femelle terminale et les feuilles bractéales axillaires les inflorescences mâles, qui sont situées le plus bas sur l'axe principal, il n'y a presque pas d'entre-nœud. De ce fait, mieux encore que *Jatropha*, cet ensemble suggère l'organisation du cyathium des Euphorbes.



Fig. 154. — *Monotaxis linifolia* : inflorescence monïque.

f. **La tribu des Hippomanæ.** — Toutes les inflorescences décrites jusqu'ici présentent, comme dans le cyathium de l'Euphorbe, une fleur terminale femelle, avec, au-dessous de cette fleur, axillaires par des bractées, des inflorescences cymeuses de fleurs mâles. Pour que l'inflorescence paracyathiale devienne un cyathium, il suffit que les bractées des inflorescences secondaires mâles de *Monotaxis* deviennent concrescentes, que le péricarpe de la fleur femelle disparaisse et que les fleurs mâles se réduisent. Or nous avons déjà étudié plus haut des phénomènes de réduction chez les fleurs mâles d'Euphorbiacées, aboutissant à la fleur monostaminée articulée d'*Euphorbia*.

Voyons, maintenant, si des organisations paracyathiales ne pourraient pas, justement, être rencontrées chez des espèces où on observe concu-

remment les phénomènes de réduction des fleurs mâles précédemment décrits.

Revenons pour cela à une espèce déjà étudiée, à d'autres points de vue, *Sebastiania longispicata* Pax et K. Hoffm. (fig. 155).

L'inflorescence mâle est une grappe composée. A la base, nous trouvons de petites cymes bipares, de plus en plus pauciflores au fur et à mesure que nous montons et finissant par être réduites à une seule fleur, de sorte que l'inflorescence est, au sommet, une grappe simple. Les fleurs mâles de cette espèce sont, nous l'avons vu, à péricarpe trimère et ordinairement tristaminées, les étamines alternant avec les pièces du péricarpe. Parfois, à la base de l'inflorescence mâle, se trouvent des ensembles monoïques que nous allons maintenant étudier.

Fig. 155. — *Sebastiania longispicata* : inflorescence cymeuse monoïque.

A l'aisselle d'une bractée se développe une fleur femelle à 3 carpelles et 3 pièces péricarpiques en alternance. Une des pièces du péricarpe est adossée à l'axe émetteur, conformément à ce que l'on trouve ordinairement chez les Dicotylédones. Cette fleur femelle est donc orientée de la même façon que la fleur mâle que nous avons étudiée par ailleurs (p. 83). Si nous appelons A_1 l'axe de la grappe composée,

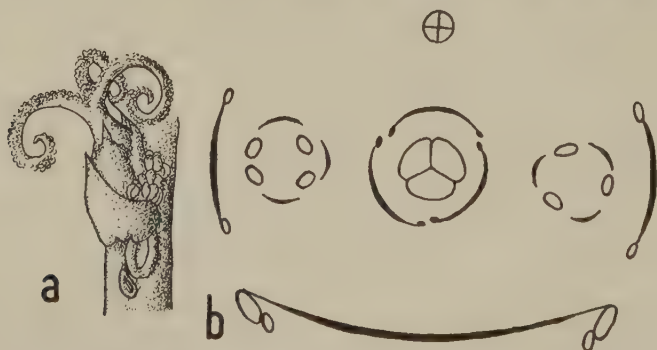


Fig. 156. — *Paracyathium* d'*Excoecaria acerifolia* ; en b, son diagramme.

cette fleur axillaire occupe donc le sommet d'un axe A_2 . Cet axe A_2 porte 2 préfeuilles. A l'aisselle de chacune d'elles se développe un axe A_3 terminé par une fleur mâle normale trimère. Ces axes A_3 portent d'un seul côté — au moins dans le cas étudié — un axe A_4 terminé par une autre fleur mâle. L'ensemble, développé à l'aisselle de la bractée portée par A_1 , est donc constitué par une petite cyme bipare passant à une cyme unipare. L'étude que nous avons faite sur les inflorescences dans un chapitre précédent nous incline à penser que ce début de cyme unipare est scorpioïde.

Mais ce petit ensemble est particulièrement intéressant du fait que la fleur terminant l'axe A_2 de cette inflorescence est femelle, alors que les fleurs suivantes, axillaires, sont mâles, c'est-à-dire que nous y avons une organisation paracyathiale. Insistons, au passage, sur le fait que ces fleurs mâles sont, en général, normales, c'est-à-dire constituées par 3 pièces périanthaires alternant avec 3 étamines.

Excoecaria acerifolia présente des faits semblables.

Nous reproduisons sur le diagramme (fig. 156 b) ce que nous y avons observé. Une fleur terminale femelle flanquée, en α et β , de 2 fleurs mâles, l'une constituée par 3 étamines, alternant avec 3 pièces périanthaires, l'autre par 4 étamines à périanthe trimère. Le schéma



Fig. 157. — Diagramme d'un paracyathium d'*Homalanthus populifolius*.

qui reproduit un de ces ensembles (fig. 156 a) montre bien que cet ensemble paracyathial est très contracté. Dans ce paracyathium comme dans celui observé chez *Sebastiana longispicata*, les fleurs mâles sont normalement périanthées.

Nous avons vu des faits identiques chez *Maprounea brasiliensis* St. Hil., chez *Homalanthus populifolius* R. Grah. (fig. 157), etc.

* * *

Passons maintenant à l'étude de *Gymnanthes lucida* Swartz. Ici encore, nous sommes en présence d'un ensemble constitué par une fleur femelle terminale et par des fleurs mâles axillaires (fig. 158, 159). Mais des différences existent, résidant d'abord dans le fait que la fleur femelle est portée par un long pédoncule. Sur ce pédoncule, un peu au-dessus de la mi-hauteur, il y a 3 pièces (fig. 160), tantôt disposées sur un seul cycle, tantôt placées à des hauteurs différentes. Ces pièces sont toujours de tailles différentes. Au-dessus d'elles, portés par le gynophore, se trouvent 3 carpelles. Il nous a été possible, parfois, d'orienter les éléments de la partie femelle et de constater ainsi que les 3 carpelles étaient orientés comme dans les fleurs femelles de *Sebastiana longispicata* et d'*Excoecaria acerifolia*, c'est-à-dire que l'un des carpelles était adossé à la bractée axillante. Les 3 pièces, dispersées sur A_2 ou réunies en cycle, sont alterni-carpelles. A notre avis, cet ensemble correspond à une fleur femelle périanthée, mais dont les pièces du périanthe seraient plus ou moins dispersées sur l'axe et dont l'ovaire serait porté par un gynophore. En définitive, nous aurions une fleur femelle moins contractée que dans les cas précé-

demment étudiés; mais une autre différence existe encore entre *Gymnanthes lucida* et *Sebastiana longispicata-Excoecaria acerifolia* : chez *Gymnanthes*, les fleurs mâles, flanquant la fleur femelle, ne présentent plus un périanthe



Fig. 158.

Fig. 158. — Diagramme d'un paracyathium de *Gymnanthes lucida*.

Fig. 159. — Schéma représentant un paracyathium de *Gymnanthes lucida*.

(*pr*, *pr'*, préfeuilles de l'axe principal; *f*₁, *f*₂, *f*₃, feuilles successives de cet axe; *flm*, fleur mâle; *p*, pièce du périanthe de la fleur femelle terminale.)

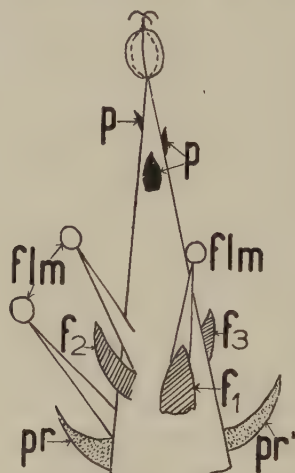


Fig. 159.

normal. En effet, celui-ci, comme nous l'avons vu, est formé par une pièce unique, résultat de la coalescence de 2 petites pièces.

Connaissant ces structures, décrivons maintenant ce que nous avons trouvé chez *Actinostemon conceptionis* (Chod. et Hassler) Pax et K. Hoffm. (fig. 161).

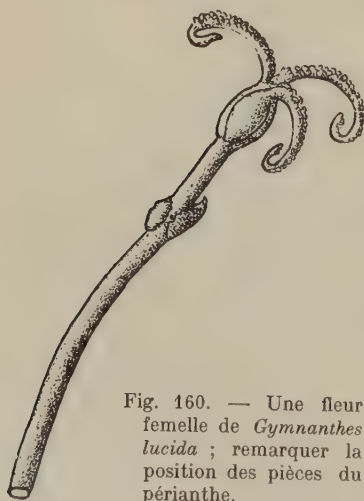


Fig. 160. — Une fleur femelle de *Gymnanthes lucida*; remarquer la position des pièces du périanthe.

En ce qui concerne le nombre de fleurs, leur sexe et leur disposition respective, nous y constatons une structure comparable à celle décrite chez *Sebastiana longispicata* : une cyme bipare passant à une cyme unipare scorpioïde dont la fleur n° 1 est femelle et les fleurs suivantes mâles. La fleur femelle est orientée de la même façon que chez les espèces précédemment étudiées. Elle est portée par un pédoncule relativement développé et formée de 3 pièces périanthaires, alternant avec 3 carpelles, mais le gynécée n'a pas de gynophore. Ici, les pièces du périanthe sont insérées immédiatement

sous le gynécée. S'il n'y a rien à signaler de particulier dans la fleur femelle, par contre les fleurs mâles présentent d'intéressantes particularités. Chez *Actinostemon conceptionis*, les fleurs mâles sont totalement dépourvues de périanthe et elles ont un pédoncule articulé; enfin,

elles présentent un nombre d'étamines très variable. Les fleurs n° 2 de la cyme sont polystaminées, ou n'ont que 5-6 étamines, alors que les fleurs n° 3 n'ont plus que 3 étamines. Nous savons déjà (voir p. 88) que cette réduction peut aller plus loin et aboutir à la fleur mâle articulée et unistaminée (*A. concolor* [Spreng.] Müll. Arg.). Supposons que toutes les fleurs mâles de la petite inflorescence d'*Actinostemon conceptionis* décrite

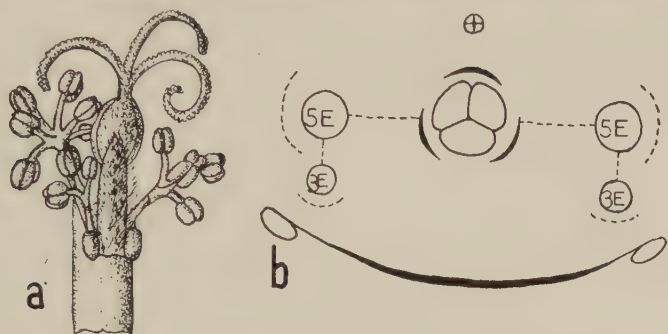


Fig. 161. — Un paracyathium d'*Actinostemon conceptionis*; en b, son diagramme. Les fleurs mâles ont un nombre variable d'étamines (E).

plus haut soient arrivées au stade unistaminé, nous aurions, en définitive, une cyme bipare passant à 2 cymes unipares scorpioides, dont la fleur terminale est femelle et les autres fleurs transformées en étamines-fleurs articulées, c'est-à-dire un ensemble paracyathial dont la parenté avec l'organisation du cyathium des Euphorbes est frappante.

g. Anthostema. — Une des différences les plus importantes entre paracyathium et cyathium est, à notre avis, dans la position du périanthe de la fleur femelle, laquelle est alternicarpelle dans le paracyathium, épilocarpelle dans le cyathium.

Nous passons maintenant à l'étude d'une structure que A. DE JUSSIEU estimait « très utile pour débrouiller la nature du cyathium des Euphorbes ». Il s'agit de l'inflorescence d'*Anthostema*.



Fig. 162. — Précyathium d'*Anthostema senegalense*. (D'après BAILLON.)

La structure de l'appareil reproducteur d'*Anthostema* a été étudiée par BAILLON chez *Anthostema senegalense* Juss., et ses dessins ont servi de base à H. GAUSSEN pour donner une interprétation sur laquelle nous reviendrons. MICHAELIS a décrit la morphologie d'*Anthostema Aubryanum* Baill., mais il ne précise pas l'origine des spécimens étudiés. Nos propres observations ont porté sur *A. Aubryanum*, originaire de Côte-d'Ivoire (Adiopodoumé).

Pour la commodité de la discussion, nous reprendrons les dessins donnés par BAILLON dans son mémoire (fig. 162), l'architecture générale en étant sensiblement la même que celle de l'espèce que nous avons pu étudier (fig. 163).



Fig. 163. — Précyathium d'*Anthostema Aubryanum*.

ment (fig. 163). Les feuilles constitutives de l'involucre présentent, comme celles des Euphorbes, un appareil glandulaire (gl) ; mais, chez *A. Aubryanum*, les glandes ont une structure et une position différentes. En effet, nous avons vu que les glandes de l'involucre d'Euphorbe étaient situées dans le sinus séparant 2 feuilles soudées de l'involucre et qu'elles avaient une position extérieure par rapport à ces feuilles. Chez *Anthostema*, au contraire, ces glandes sont situées vers l'intérieur (1).

A l'aisselle de ces feuilles involucreales se développe l'appareil mâle. Nous avons déjà signalé plus haut la structure des petites fleurs unistaminées à périanthe trimère. Ces fleurs élémentaires sont groupées en petites inflorescences. Examinons celles-ci. Remarquons tout d'abord que les fleurs n'y sont pas au même stade de maturité ; la fleur centrale (fig. 164, fleur 1) est la première épanouie ; après elle, les fleurs les plus âgées sont situées de part et d'autre, axillées par des bractées foliacées relativement grandes, puisque leur taille est supérieure à celle des pièces de l'involucre.

Il est facile de reconnaître, dans ce dispositif, un début de cyme bipare ;

Le pédoncule de l'appareil reproducteur porte d'abord 2 petites feuilles opposées, à l'aisselle desquelles se développe un tout petit bourgeon. Au-dessus, nous trouvons un « involucre » formé de 4-5 pièces concrescentes, sauf deux d'entre elles, qui sont libres d'un côté. Ces pièces soudées sont déjetées d'un côté, ce qui détermine la zygomorphie de l'ensemble. Cette disposition apparaît nette-

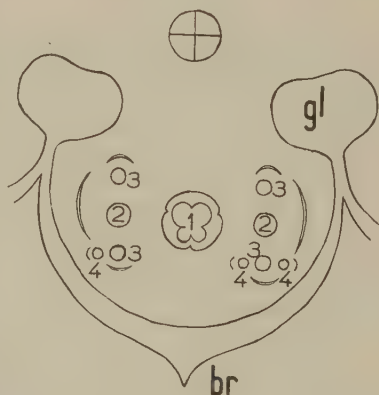


Fig. 164. — Diagramme partiel de la portion mâle du précyathium d'*Anthostema Aubryanum*.

(br, bractée d'inflorescence élémentaire mâle ; gl, glande). Seule la fleur 1 a été représentée avec son périanthe et son étamine unique, les fleurs d'ordre supérieur (2, 3, 4) sont figurées par des cercles.

(1) Comme chez les Euphorbes, ces glandes procèdent de la soudure de deux stipules et sont coalescentes longitudinalement au niveau de la suture de deux feuilles contiguës ; sur chacun des deux bords libres, nous trouvons un appareil glandulaire, équivalent de la moitié d'une des glandes précédentes.

l'inflorescence continue ainsi, en s'appauvrissant progressivement en petites cymes unipares.

A l'aisselle de chacune des pièces de l'involucre se développe donc une cymule bipare, devenant unipare et constituée de fleurs unistaminées, à périanthe trimère réduit. Nous avons déjà signalé plus haut (p. 91) des différences d'organisation, dans les fleurs mâles, entre l'*Anthostema Aubryanum* étudié par nous et celui décrit par MICHAELIS ; les différences portent aussi sur l'inflorescence, où cet auteur a fréquemment observé qu'à l'aisselle des bractées se développent des cymes tripares (fig. 165), alors que nous n'avons trouvé ordinairement que des cymes bipares, rarement tripares.

Quand nous aurons signalé que l'axe principal de l'inflorescence est terminé par une fleur femelle tricarpellée, présentant un périanthe de trois pièces épicalpelles, nous aurons terminé la description de l'organisation inflorescentielle d'*Anthostema Aubryanum*. En définitive, celle-ci est donc une inflorescence définie, c'est-à-dire une cyme multipare dont la fleur terminale est femelle et à périanthe épicalpelle, avec, à l'aisselle de chacune des feuilles de l'involucre, une inflorescence secondaire en cyme tripare ou bipare, entièrement composée de fleurs mâles, passant par appauvrissement à des cymes unipares.

Cette structure est exactement parallèle à celle d'*Euphorbia*, mais simplement moins contractée (1) :

— L'involucre est constitué, dans les deux genres, par des pièces soudées munies de glandes stipulaires. Les différences résident seulement dans la zygomorphie chez *Anthostema* et dans la position différente des glandes.

— Les inflorescences mâles sont identiques, mais plus rapidement appauvries chez *Euphorbia*.

La structure des fleurs mâles des deux genres est superposable, à ceci près que chez *Euphorbia* le périanthe a complètement disparu.

— On peut aussi rapprocher les fleurs femelles des deux genres, tant en ce qui concerne leur position terminant l'inflorescence qu'en ce qui touche à leur structure, le périanthe épicalpelle d'*Anthostema* se retrouvant dans certaines espèces d'*Euphorbia*. Notons, cependant, que la fleur femelle d'*Anthostema* est sessile, alors qu'elle est, en général, longuement pédi-

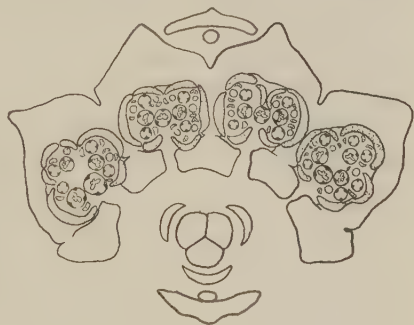


Fig. 165. — Diagramme du précyathium d'*Anthostema Aubryanum*. (D'après MICHAELIS.)

(1) L'existence des diverses structures observées chez les *Anthostema* laisse supposer que, chez les cyathiums d'*Euphorbe*, on peut trouver des stades plus ou moins contractés. Ainsi, dans la partie mâle, à l'aisselle des feuilles de l'involucre, on peut trouver une cyme bipare de deux cymes scorpioides, ainsi que J. HABER et SCHMIDT l'ont décrit ; dans d'autres cas, l'inflorescence est moins ramifiée et est constituée seulement par une cyme unipare scorpioïde, ce qui est l'opinion de beaucoup d'auteurs.

cellée chez *Euphorbia*. Il ressort de nos recherches, au cours desquelles nous avons analysé, avec le plus grand soin, des inflorescences et fleurs d'Euphorbiacées, que l'organisation florale d'*Anthostema*, strictement homologue de celle des Euphorbes, n'est pas une « incyathescence », c'est-à-dire un groupe de cyathes, comme le pense H. GAUSSEN. Selon cet auteur : « Les fleurs mâles sont réunies en cyathes mâles ; une fleur femelle constitue une cyathe femelle. Ces cyathes s'unissent en une couronne de cyathes mâles, autour de la cyathe femelle, simulant une fleur primitive hermaphrodite et à nombreuses étamines. Une périincyathescence à dents ressemble à une enveloppe florale. » H. GAUSSEN, en commentant le dessin de BAILLON (fig. 162), pense que la partie inférieure de l'enveloppe a été enlevée, ce qui est erroné. Le dessin de BAILLON représente exactement l'inflorescence d'*Anthostema* telle qu'elle est en réalité et montre l'asymétrie que nous avons signalée dans la disposition des pièces d'involucre. La seule différence entre l'appareil reproducteur d'*Anthostema* et celui des Euphorbes est que, chez ces dernières, l'inflorescence est plus contractée et que les fleurs n'y ont plus de périanthe. Si l'on veut sanctionner cette différence par un terme, on peut qualifier l'organisation d'*Anthostema* de *précycathiale*. L'exemple d'*Anthostema*, choisi par H. GAUSSEN pour illustrer sa théorie sur l'évolution pseudo-cyclique, n'est pas adéquat.

h. « *Précycathium* » et « *paracyathium* ». — Ainsi, dans des groupes très divers d'Euphorbiacées, il existe des structures dont le plan général est celui du cyathium des Euphorbes. Elles sont toutes reliées les unes aux autres et sont les maillons d'une chaîne continue, dont l'inflorescence de *Jatropha* est le premier représentant, l'organisation la plus primitive, et le cyathium d'*Euphorbia*, le dernier, c'est-à-dire l'organisation la plus évoluée. Dans les cas où la différence entre la structure observée et le cyathium est dans un simple degré de contraction, nous parlons de *précycathium*. Par contre, lorsque l'organisation générale, tout en rappelant beaucoup celle du cyathium, ne lui est pas exactement superposable (1), nous parlerons de *paracyathium*.

6° Vers la fleur.

Le cyathium des Euphorbes étant une inflorescence très contractée, nous nous proposons maintenant d'étudier comment un tel état inflorescentiel très contracté, « préfloral » comme l'appelle L. EMBERGER, manifestement très proche du stade « fleur », puisque des auteurs tels que BAILLON considèrent le cyathium comme une fleur, a pu devenir une fleur. Nous verrons successivement l'évolution possible des diverses parties du

(1) Les différences sont très faibles ; elles résident uniquement dans la position des pièces du périanthe de la fleur femelle : alternicarpelles dans le paracyathium ou épicalpelles dans le précycathium.

cyathium, en soulignant au passage l'intérêt que peut avoir cette étude pour la compréhension de certaines structures florales.

a. **La partie femelle.** — Commençons par l'étude de la partie femelle du cyathium. Bien qu'il existe, comme on sait, des fleurs dont le gynécée est porté régulièrement par un gynophore (Capparidacées, Caryophyllacées, Crucifères [fig. 166], etc.), nous devons constater que la plupart des fleurs actuelles ont un gynécée sessile. Dans le cyathium, nous voyons la fleur femelle portée par un pédoncule qui est, en général, important ; cependant, dans certains cas (*Euphorbia splendens* Bojer), le pédoncule de la fleur femelle est très réduit (fig. 167). Cette contraction est une étape vers le stade fleur.

De même, nous avons déjà signalé la réduction du calice de la fleur femelle du cyathium. Bien développé chez *Euphorbia paganorum* A. Ch. (fig. 125), celui-ci est réduit dans la plupart des espèces d'Euphorbes à un simple disque glanduleux. L'observation de ces faits nous incite à rechercher s'ils ne pourraient pas fournir une explication rationnelle à certains détails d'organisation existant dans des fleurs typiques.

Ainsi, certains disques entourant le gynécée, que l'on trouve, par exemple, chez certaines Sabiacées (*Meliosma dentata* Urban [fig. 168]), de même des écailles énigmatiques associées aux carpelles de Crasulacées, par exemple, pourraient peut-être se laisser interpréter comme étant le périanthe originel d'une fleur femelle réduite.



Fig. 168. — Dessin schématique du « disque » entourant le gynécée de *Meliosma dentata*.

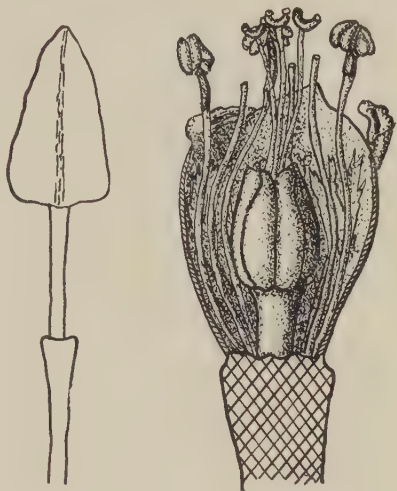


Fig. 166.

Fig. 167.

Fig. 166. — Gynécée porté par un gynophore, dans une fleur virescente de *Diplo-taxis erucoides*.

Fig. 167. — *Euphorbia splendens* : coupe d'un cyathium montrant le pédoncule réduit de la fleur femelle.

b. **La partie mâle.** — L'étude de la partie mâle du cyathium a le plus grand intérêt pour l'objet du présent exposé. Chez certaines espèces d'*Euphorbia*, on peut assister à une réduction considérable dans le nombre des fleurs-étamines mâles entrant dans la composition des petites cymes scorpioides. Ainsi, chez *E. Tessmannii* Mansf., MANSFELD signale qu'à l'aisselle de chaque bractée involucrelle du cyathium il ne se développe que deux étamines-fleurs.

Nous avons nous-même étudié une Euphorbe africaine, *E. hirta* L.

(fig. 169), chez laquelle ce nombre est réduit à une seule. Chez cette espèce, le cyathium est un ensemble paucistaminé très proche de la fleur, au sens classique du terme. Que l'articulation de l'étamine disparaisse, que le gynophore soit réduit, comme nous l'avons observé chez *E. splendens*, on sera alors en présence d'une fleur pentamère haplostémone, formée de 5 pièces périnthaires, de 5 étamines et de 3 carpelles. La vraie nature du cyathium aurait-elle pu être établie si, dans le monde végétal actuel, le genre *Euphorbia* n'était représenté que par *Euphorbia hirta*? On peut se poser cette question et se demander, aussi, s'il n'existe pas, dans d'autres groupes systématiques, des fleurs dont la véritable nature est masquée, parce qu'il ne subsiste, à l'époque actuelle, que le stade ultime de l'évolu-



Fig. 169. — Diagramme du cyathium d'*Euphorbia hirta* ; il n'y a que cinq étamines-fleurs (Efl). (gl, glandes.)

tion, les états préfloraux ayant disparu. Les phénomènes que nous avons décrits chez les Euphorbiacées ont très bien pu se dérouler également dans d'autres familles. C'est même très probable, car ils sont dans la ligne générale de la phylogenèse.

De telles « fleurs », nous l'avons vu, sont en voie d'élaboration dans les états préfloraux que constituent les paracyathium, précyathium et cyathium. Pourquoi des « fleurs », ayant un plan semblable n'auraient-elles pas pu être élaborées dans d'autres groupes végétaux que les Euphorbiacées? On peut très légitimement penser qu'il en a été ainsi. L. EMBERGER s'est attaché à rechercher des exemples ; nous renvoyons à ses travaux.

Ces idées jettent un jour nouveau sur beaucoup de structures florales. Nous reviendrons plus loin sur cette question.

c. **Le périnthe.** — Passons maintenant aux enveloppes périnthaires. Le problème est plus compliqué.

Rappelons les résultats auxquels l'étude des Euphorbiacées nous a conduit. Nous avons vu que l'enveloppe cyathiale est composée de cinq pièces involucales, portant des organes stipulaires à l'état uniquement glandulaire, ou formées d'un appendice pétaloïde accompagné d'une glande. Ces organes stipulaires sont soudés deux à deux pour donner naissance aux organes simples que l'on connaît. De par leur formation, ces organes simples se trouvent placés en alternance avec les pièces involucales. Dans le cas où les appendices pétaloïdes sont bien développés, comme, par exemple, chez *Euphorbia corollata*, *E. variegata*, *E. fulgens*, etc., on pourrait parler de « corolle ». Mais ces organes stipulaires, plus particulièrement chez les *Euphorbia*, sont placés non pas vers l'intérieur, mais vers l'extérieur de la feuille, c'est-à-dire la bractée involucale, à laquelle ils sont liés. La corolle serait donc située à l'extérieur du calice constitué par l'involucre du cyathium. Des fleurs présentant un tel périnthe ne sont pas connues. Mais une autre interprétation est peut-être possible. En effet, dans l'étude que SCHOUTE a faite sur *E. fulgens* (fig. 170), cet auteur a trouvé, sous le cyathium, un certain nombre de pièces (5)

qui sont peut-être destinées à devenir un véritable calice. Ceci n'est pas une vue théorique, car, chez *E. splendens*, 2 pièces (préfeuilles) enserrant très étroitement le cyathium, et, chez *Manniophyton africanum* Müll. Arg., le calice de la fleur mâle est aussi constitué par les deux préfeuilles.

La suggestion que nous formulons sur l'origine de la corolle fait penser à ce que VELENOWSKY a pu établir chez des Gentianacées (*Gentiana verna* L., *G. robusta* King.), dont le nombre de pétales augmente du fait de la présence de stipules pétalaires.

Mais ce n'est pas le seul chemin que l'on peut prévoir, concernant l'évolution de l'ensemble involucrel du cyathium. Imaginons que les pièces, normalement gamophylles, qui le composent soient libres ; il en résulterait que leurs stipules pourraient être insérés sur l'axe émetteur, ainsi qu'il a été dit plus haut (voir p. 97), et se trouver soit vers l'extérieur de la feuille (*Phyllanthus atropurpureus* Boj., *Stillingia annua* Müll. Arg.), soit au même niveau qu'elle (*Sapium marginatum* Müll. Arg.), soit vers l'intérieur (*Ricinus*), et déterminer, ainsi, l'apparition d'une corolle.

La diversité d'insertion de l'appareil stipulaire, jointe aux possibilités de conrescences que nous avons mises en évidence, nous permet, à notre avis, de comprendre la fleur des Dichapétalacées, famille souvent classée à côté des Euphorbiacées. La fleur de ces végétaux est constituée par deux enveloppes florales pentamères. Le périanthe interne, le plus intéressant, est considéré comme une corolle, peut-être d'origine staminale (WETTSTEIN). Or, chez *Dichapetalum* (1), chacune de ces pièces est profondément bifide, mais la bipartition n'est pas banale ; les deux lobes ne sont pas collatéraux, mais placés presque dos à dos ; de plus, à leur base se trouve une paire de petites glandes qui sont plus ou moins soudées (fig. 171). Si nous comparons cette structure avec les appendices stipulaires du cyathium d'*Euphorbia variegata* (fig. 143), par exemple, on constatera que le pétale bifide et glandulifère de *Dichapetalum* et l'appendice pétaloïde, parfois plus ou moins bilobé, flanqué d'une paire de glandes, elles-mêmes en général soudées, de l'Euphorbe sont superposables.



Fig. 171. — *Dichapetalum* sp.: un pétale bifide présentant à sa base deux glandes soudées.

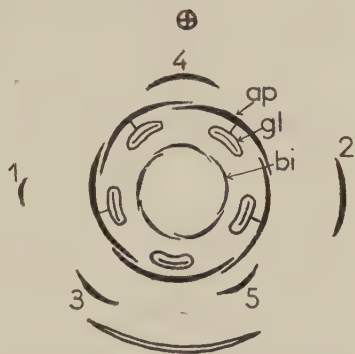


Fig. 170. — *Euphorbia fulgens*: diagramme du cyathium et des pièces foliaires (1, 2, 3, 4, 5) qui le précèdent.

(ap, appendice pétaloïde ; gl, glande ; bi, bractée involucrelle.) (D'après SCHOUTE.)

(1) Il s'agit d'un *Dichapetalum* recueilli par G. MANGENOT en Côte-d'Ivoire et qui est sans doute nouveau pour la science.

Ces remarques justifient les rapprochements systématiques entre Euphorbiacées et Dichapétalacées.

Ainsi, en conclusion, les pièces involucales de l'état préfloral que constitue le cyathium sont-elles, peut-être, appelées à fournir — soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire de leurs stipules — l'enveloppe florale précédant immédiatement l'androcée.

7° La valeur de la fleur de *Mabea*.

A la lumière des faits que nous avons exposés jusqu'à maintenant, il nous a semblé intéressant de reprendre certaines observations faites par G. MEYER sur *Mabea taquari* Aubl.

Les fleurs femelles de cette espèce sont, en général, tricarpellées avec un périanthe formé de 3 à 9 pièces ; celles-ci sont de grandeur différente et disposées de façons très diverses. Les petites sont les stipules des 3 pièces périanthaires normales.

Mais, outre ces observations sur le périanthe, G. MEYER a pu trouver, dans certains cas, une fleur mâle normalement constituée, développée à l'aisselle d'une des 3 pièces périanthaires. Cet auteur, à la suite de cette observation, souligne qu'on est fondé à supposer que la fleur femelle de *Mabea* est une inflorescence dont les pièces périanthaires, qu'il appelle sépales, seraient les dernières bractées, interprétation encore corroborée par la découverte, faite par lui, d'une fleur femelle présentant, outre les pièces périanthaires, deux écailles aux abords du gynécée.

G. MEYER pense que ces écailles peuvent être interprétées comme les restes du périanthe réel de la fleur femelle.

Nos recherches nous conduisent à faire nôtres les conclusions de G. MEYER. Notre première idée avait été de rapprocher la structure de la fleur de *Mabea* de celle du cyathium d'Euphorbe, mais, par la suite, nos observations nous ont conduit à admettre qu'elle était un des stades possibles de la transformation des états paracyathiaux que nous avons décrits précédemment.

Reprenons l'organisation paracyathiale, déjà étudiée précédemment (p. 111), de *Gymnanthes lucida* (fig. 159).

Supposons que les pièces bractéiformes (pr , f_1 , f_2) de la base de cet ensemble paracyathial soient stériles, c'est-à-dire n'axillent pas de fleurs mâles, ce qui est le cas le plus fréquent ; supposons, en outre, que le tout soit très contracté ; il en résultera la fleur femelle anormale de *Mabea*, observée par G. MEYER, l'identité allant jusqu'à la position alternicarpelle du périanthe réel.

Dans les schémas de la figure 172, nous avons allongé l'axe floral de *Mabea*. En *a*, nous avons figuré la fleur normale avec son « pseudo-périanthe » formé de trois feuilles (*f*) stipulées (*st*) ; en *b* est représenté le cas anormal, où nous trouvons une fleur mâle (*flm*), développée à l'aisselle de certaines de ces feuilles ; en *c*, nous avons schématisé la fleur femelle

avec son périanthe vrai (*p*) ; enfin, en *d*, les observations précédentes ont été réunies en un seul schéma.

Comparons avec la fleur femelle normale de *Gymnanthes lucida*, c'est-à-dire dépourvue de fleurs mâles à l'aisselle des feuilles inférieures. Ce stade est exactement comparable au cas de *Mabea* figuré en *c*. Quant au paracyathium, trouvé chez *Gymnanthes lucida* (fig. 159), il est exactement superposable à l'ensemble des observations faites chez *Mabea* (fig. 172 *d*).

Ces faits montrent clairement l'évolution possible des ensembles que nous avons appelés « paracyathiaux » et justifient l'appellation de para-

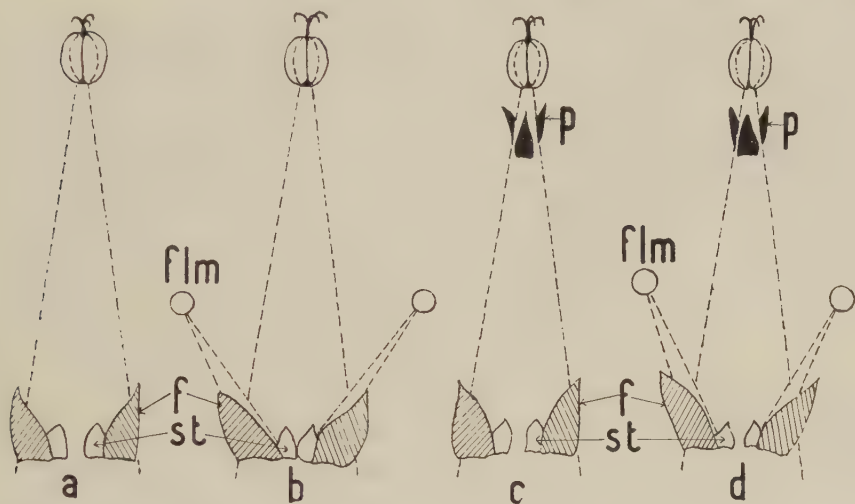


Fig. 172. — *Mabea*.

a, fleur normale femelle ; les pièces du « périanthe » (*f*) sont stipulées (*st*) ; *b*, des fleurs mâles (*flm*) sont développées à l'aisselle de pièces « périanthaires » ; *c*, fleur femelle dont le vrai périanthe (*p*) est développé ; *d*, résumé synthétique des observations consignées en *a*, *b*, *c*. Comparer ce schéma à celui du paracyathium de *Gymnanthes lucida* (fig. 159). L'axe de la fleur de *Mabea* a été intentionnellement très allongé (trait pointillé) afin de rendre plus suggestive la comparaison.

cyathium que nous donnons à de telles structures. En effet, il ne semble pas, comme nous l'avons déjà mentionné, que de telles structures aient pu donner naissance au cyathium des Euphorbes, en particulier, du fait de la position différente des pièces périanthaires, alternicarpelles dans le cas des paracyathiums, épicarpeles dans le cas de cyathium.

8° Les Ricinocarpoideæ.

Un autre exemple intéressant de l'évolution florale nous est fourni par l'étude comparative des fleurs des espèces groupées par Pax dans la tribu des *Ricinocarpoideæ*.

Le type est *Ricinocarpus*, dont les fleurs sont pourvues d'un périanthe

composé souvent, d'après PAX, de sépales et de pétales. D'après cet auteur, un autre genre de la tribu, *Bertya*, aurait des fleurs apétales, mais munies d'un involucre. Parfois, par exemple chez *B. Andrewsii* W. V. Fitzgerald, il y a une petite inflorescence paracyathiale, avec une fleur terminale femelle accompagnée de deux ou trois fleurs mâles. La fleur femelle présente, en outre, souvent 2 « bractéoles ». Chez d'autres espèces du même genre, les fleurs peuvent être groupées par deux dans le même involucre. C'est le cas de *B. tasmanica* (Sond.) Müll. Arg. Dans d'autres espèces, enfin, les fleurs sont solitaires ; nous en avons plus particulièrement étudié une espèce, *B. pomaderrioides* F. Müll.

Voyons d'abord les fleurs femelles. Elles sont constituées par un gynécée trimère entouré d'un périanthe pentamère à pièces plus ou moins péta-



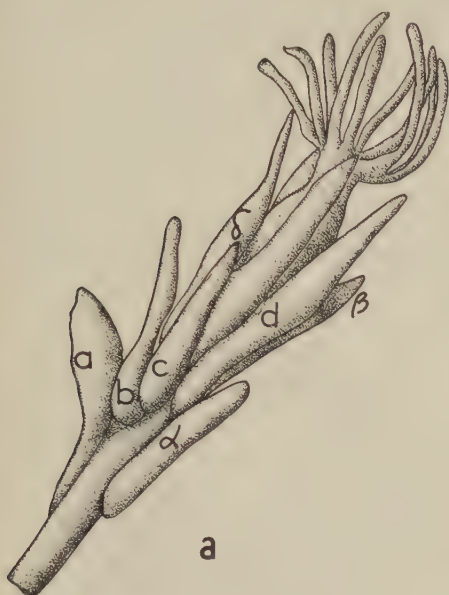
Fig. 173. — *Ricinocarpus stylosus* : fleur femelle ; le périanthe a été enlevé dans la fleur de droite. (D'après DIELS.)

loïdes, plus ou moins soudées sur une partie de leur parcours, avec un gynophore qui, du fait de ces coalescences, apparaît réduit à zéro. Les auteurs considèrent ce périanthe comme un calice. C'est une structure analogue à celle que nous trouvons chez *Ricinocarpus stylosus* Diels où, dans la fleur femelle, il y a un cycle de 5 pièces, plus ou moins périgyne, si nous en croyons certains dessins de DIELS (fig. 173). Mais il est possible que cette insertion soit hypogyne, du fait de l'épanouissement du gynophore, ainsi qu'on peut l'observer chez *B. pomaderrioides*. Dans le

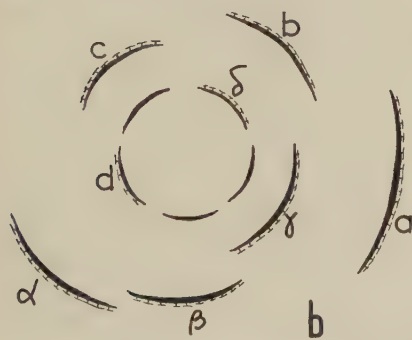
cas de *Ricinocarpus*, également, les pièces du « calice » sont « colorées ».

Mais revenons à *Bertya pomaderrioides*. En dessous de ce calice, nous trouvons généralement 3, parfois 5 pièces nettement bractéiformes, couvertes de poils étoilés, comme on en trouve parfois dans d'autres Euphorbiacées (*Pera*, par exemple). Dans certains cas (fig. 174), ces pièces sont disposées d'une manière qui peut sembler anarchique. Elles sont portées par un espace réduit du pédoncule floral. Dans l'exemple étudié, il y a 6 pièces. Essayons de reconnaître une organisation dans ce désordre apparent. Ces 6 pièces sont disposées en deux groupes de 3 dont l'un (fig. 174 a, b, c) apparaît nettement sur le dessin que nous donnons. Les segments foliaires sont étroitement contigus. Nous avons manifestement ici 2 hélices foliaires de 3 feuilles bractéiformes. Elles constituent ce que les auteurs appellent un calicule. Ledit calicule peut, dans certains cas, se développer (fig. 175) de telle façon que 5 de ses pièces (I, II, III, 2, 3) soient plus ou moins en alternance avec les pièces du calice. Et parfois, même, au lieu d'avoir ses pièces dispersées sur l'axe floral, celles-ci sont tassées sous le calice (fig. 176). Y a-t-il une solution de continuité entre les pièces de ce « calicule » et les pièces du « calice » ? Suivons les hélices foliaires que nous avons reconnues dans le calicule. Dans un cas particulièrement favorable, nous avons pu reconnaître que le segment foliaire

d'une des pièces du calice (fig. 174 *d*) venait se placer en contiguïté précise avec la dernière feuille d'une des hélices du calicule (fig. 174, *c*). Ce segment foliaire du calice était celui qui descendait le plus bas sur l'axe floral. Mieux encore : il y a 2 « sépales » qui présentent un nombre assez important



a

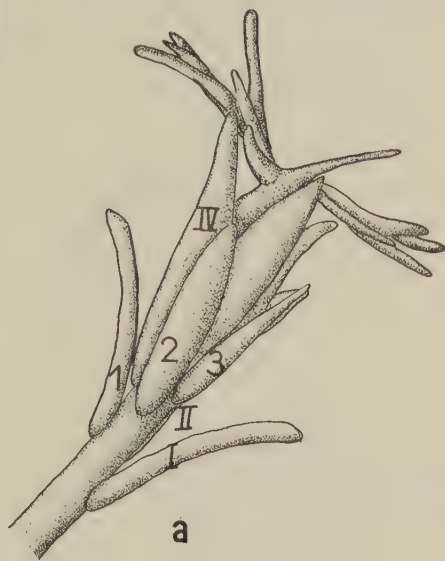


b

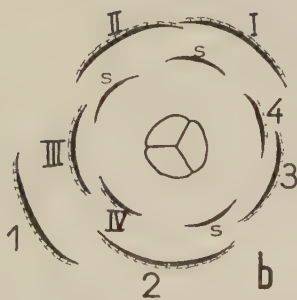
Fig. 174. — *Bertya pomaderrioides* : fleur femelle.

a, vue de profil : on distingue une hélice foliaire constituée par les feuilles *a*, *b*, *c*, et la pièce du périanthe *d* ; la deuxième (α , β , γ , δ) n'est pas entièrement visible sur le dessin.

b, diagramme de cette fleur ; les poils stellés ont été schématisés sur les diverses feuilles et pièces périanthées qui en sont pourvues.



a



b

Fig. 175. — *Bertya pomaderrioides* : fleur femelle.

Les pièces des deux hélices foliaires sont disposées de telle sorte qu'elles alternent avec celles (*s*, 4, IV) du périanthe. Cela est particulièrement visible sur le diagramme (*b*).

de poils étoilés identiques à ceux qui recouvrent plus ou moins densément

les pièces du « calicule ». Ce sont justement les deux (fig. 174, *d* et δ) fig. 175, 4 et IV) qui sont en contiguïté avec les pièces du calicule les plus hautes, sur les 2 hélices foliaires. Les autres pièces du « calice » présentent, elles, un nombre infime de ces poils. Il est donc manifeste, nous semble-t-il,

que les hélices foliaires du « calicule » de la fleur femelle se continuent dans le « calice » de cette fleur ; ce sera notre première constatation. Passons à la fleur mâle (fig. 177). Ici, le « calice » est nettement pétaloïde. Il est composé de 5 pièces. Le « calicule » est composé de 4 pièces à poils étoilés, comparables à celles du « calicule » de la fleur femelle, mais, ici, il est toujours étroitement accolé au « calice ». Ces observations consignées, voyons ce que dit BAILLON. « L'involucre de *Bertya* ressemble beaucoup à un calice ou à un calicule : calice, si l'on considère que l'enveloppe, qui est

en dedans de lui, est colorée, membraneuse, pétaloïde ; calicule, si l'on veut regarder la seconde enveloppe comme un calice coloré. Cette der-



Fig. 176. — *Bertya pomaderrioides* : fleur femelle dont les pièces antépéricanthaires sont « tassées » sous la fleur et forment un deuxième cycle du périanthe.



Fig. 177. — *Bertya pomaderrioides* : fleur mâle ; il y a deux cycles de pièces au périanthe.

nière opinion est celle de M. PLANCHON, qui, cependant a démontré qu'on ne pouvait appeler la plus extérieure un calicule, parce qu'il a trouvé plus d'une fleur dans l'intérieur et l'a, en conséquence, regardée comme un véritable involucre. »

Il est vrai que l'on peut trouver des fleurs mâles développées à l'aisselle des pièces du « calicule » des fleurs femelles, par exemple chez *B. Andrewsii*, où nous avons même, de ce fait, une organisation paracythiale. Certes, si la fleur terminale était une fleur complète avec deux cycles de pièces, sans doute, alors devrions-nous parler de « calicule » ou d'« involucre » pour désigner le cycle de pièces bractéiformes placées sous la fleur, lorsqu'elles seraient stériles. Mais, ici, la fleur terminale présente un périanthe unicyclique, plus ou moins gamophylle, pétaloïde, alors pourquoi ne pas dire que nous y avons un état préfloral, un état encore insuffisamment

contracté, où les 5 pièces supérieures sont en train de se différencier en pétales, des pièces plus basses, axillant parfois des fleurs secondaires, venant s'y adjoindre et constituer un calice.

Nous reviendrons plus loin sur cette question et, à ce moment-là, nous discuterons l'opinion des auteurs concernant la valeur des diverses pièces du périanthe.

9^o *Résumé des principaux résultats sur les Euphorbiacées.*

Arrivé au terme de l'exposé des observations que nous avons faites chez les Euphorbiacées, il nous a paru bon de résumer les principaux résultats obtenus.

a. L'étude des fleurs mâles d'Euphorbiacées nous a permis de décrire les processus de réduction et de concrescence qui conduisent de la fleur multistaminée-périanthée (type *Mercurialis*) à la fleur unistaminée-nue (type *Euphorbia* ou *Gymnanthes hypoleuca*).

Ces fleurs peuvent ou non être munies d'une articulation.

Nous avons montré que la genèse d'une structure considérée comme normale pour la fleur d'une espèce donnée pouvait être expliquée par des structures peu fréquentes — dites aberrantes ou tératologiques — que l'on peut observer soit chez l'espèce considérée, soit chez d'autres espèces.

Nos observations mettent en évidence l'existence de plusieurs chemins évolutifs aboutissant à la même structure finale : l'étamine-fleur.

b. Les glandes du cyathium classique des Euphorbes sont le résultat de la concrescence de deux stipules appartenant à deux pièces contiguës de l'involucre.

Dans certaines espèces (*E. corollata*, *E. variegata*, *E. fulgens*), l'appareil stipulaire peut être plus complexe et comporter des appendices pétaloïdes.

La valeur stipulaire des pétales des fleurs de *Dichapetalum* peut être déduite de la comparaison avec ces dernières structures ; cette observation justifie les rapprochements systématiques entre Euphorbiacées et Dichapétalacées.

c. Nous avons constaté que, parallèlement à leur réduction, les fleurs mâles d'Euphorbiacées se groupent en inflorescences cymeuses, entourant une fleur femelle. Ainsi se constituent des *précyathiums* (par exemple *Anthostema*) ou des *paracyathiums* (par exemple *Jatropha*), selon que le périanthe de la fleur femelle terminale est épicarpe ou alternicarpe.

Ces inflorescences peuvent être plus ou moins contractées. A partir du stade le plus lâche (*Jatropha*), diverses étapes (*Monotaxis*, diverses espèces de la tribu des *Hippomaneæ*, *Anthostema*) marquent les jalons d'une évolution qui aboutit au cyathium d'Euphorbe. Celui-ci représente bien une inflorescence, comme le pensent beaucoup d'auteurs.

L'évolution du cyathium ne s'arrête pas à cet état préfloral. Le nombre des étamines-fleurs se réduisant, on aboutit au cyathium d'*E. hirta*, où il n'y en a plus que cinq. Des modifications portant sur son involucre

consacrent l'élaboration d'un périanthe double, réalisé chez les Dichapetalacées.

Chez la fleur femelle de *Mabea* enfin, le stade « fleur », au sens classique du terme, est réalisé. L'observation de cas tératologiques permet, seule, de comprendre son origine.

6. — Observations sur quelques Urticacées.

Il ne s'agit pas ici de faire une étude complète des structure que l'on peut trouver chez les Urticacées, mais de donner quelques exemples en rapport avec le thème général de nos recherches.

Chez certains échantillons d'herbier d'*Australina pusilla* Gaudich., les fleurs sont solitaires, simples, composées par un périanthe entourant,



Fig. 178.

Fig. 178. — *Australina pusilla* : une fleur mâle isolée.

Fig. 179. — *Australina pusilla* : groupement de fleurs mâles uni-staminées.

(E, étamine unique de la fleur, dépourvue de son périanthe.)

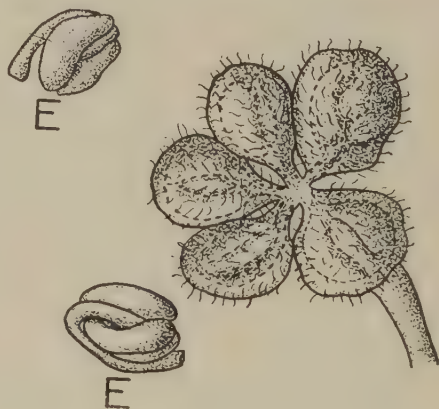


Fig. 179.

comme un sac, l'androcée, avant l'anthèse. Celui-ci est constitué par une seule étamine repliée sur elle-même avant la floraison (fig. 178). Dans d'autres échantillons de la même espèce (1), les fleurs mâles sont identiques, mais groupées par 2-6, au sommet de rameaux, en y formant un pseudo-verticille (fig. 179). Chez *Droguetia diffusa* Wedd., les choses sont plus compliquées (fig. 180). On y observe, comme chez *Australina*, un groupement de fleurs très réduites, mais ici, outre les fleurs mâles, les plus nombreuses, une ou plusieurs fleurs femelles sont situées au centre de l'inflorescence. De plus, l'inflorescence est entourée par un involucre constitué par les bractées concrescentes des fleurs mâles. Ainsi, chez *Droguetia*, nous sommes en présence d'une organisation manifestement inflorescentielle, mais qui rappelle beaucoup une fleur périanthée. La morphologie comparée nous montre bien qu'il y a une inflorescence, mais il manque vraiment

(1) Peut-être s'agit-il, en réalité, de deux espèces différentes.

peu de chose pour que celle-ci soit « fleur ». Supposons que les petits périanthes des fleurs unistaminées disparaissent, il serait alors très difficile de déterminer si l'organe considéré est une inflorescence ou une fleur. L'étude de ces quelques Urticacées nous montre donc une série de faits parallèles à ceux que nous avons observés chez les Euphorbiacées. Chez *Droguetia diffusa*, comme chez *Anthostema* ou *Euphorbia*, une structure préflorale est réalisée. Mais, dans le cas de l'Urticacée, la fleur mâle, bien que réduite à une seule étamine, a encore son périanthe. De plus, les fleurs mâles de *Droguetia diffusa* sont subsessiles, de telle sorte que leur petit périanthe zygomorphe semble presque inséré sur le réceptacle préfloral.

Ainsi, chez certaines Urticacées, on observe un enchaînement phylogénétique comparable à celui que nous avons décrit chez les Euphorbiacées et aboutissant aussi à un état préfloral.

7. — La fleur de *Cocculus carolinus* DC.

Ce que nous avons vu chez les Euphorbiacées et les Urticacées peut contribuer à l'explication de certaines structures florales remarquables par la présence de certaines pièces de signi-



Fig. 181. — Diagramme de la fleur de *Cocculus*. (D'après BAILLON.)

fication encore énigmatique par exemple au niveau de l'androcée (1). Si, comme nous le pensons, des fleurs peuvent avoir leur origine dans la condensation d'un système de « fleurs élémentaires » réduites, il n'est pas exclu que ces « fleurs élémentaires », au sens classique, aient conservé des vestiges de leur structure originelle dans les plans floraux actuels. Ainsi, la fleur de *Cocculus carolinus* DC., par exemple, est constituée par un périanthe de 6 pièces disposées en deux cycles. L'androcée est également composé de deux cycles trimères. Au centre de la fleur se trouve un gynécée tricarpellé. Mais, en plus des pièces que nous venons d'énumérer, il y en a 6 autres, petites, situées à la base de chacune des étamines. BAILLON les considère

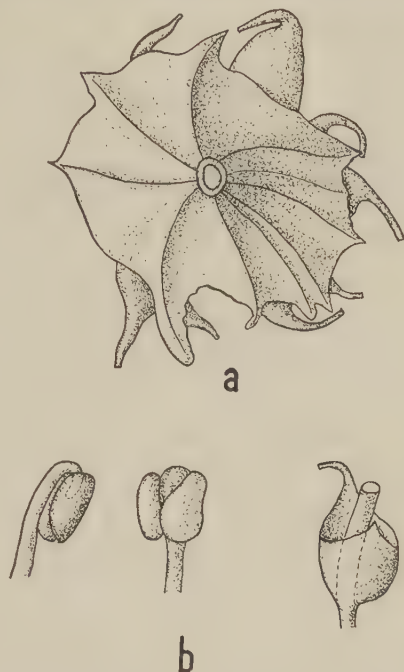


Fig. 180. — *Droguetia diffusa* : groupement de fleurs mâles unistaminées entourant une ou plusieurs fleurs femelles enveloppées dans un involucre gamophylle. En b, fleur mâle ; à gauche, l'étamine ; à droite, le périanthe zygomorphe.

(1) Nous avons déjà évoqué (p. 117) l'explication possible des pièces énigmatiques entourant le gynécée.

comme une corolle, les deux cycles de pièces externes constituant le calice. Mais les pièces de cette « corolle » ne sont pas situées comme l'indique

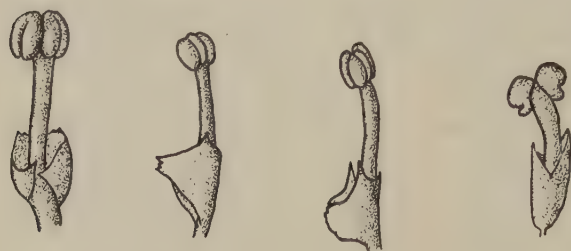


Fig. 182. — Étamines et « pétales » de *Cocculus*.

sent que très lentement à l'origine, en sorte que les étamines, bien que naissant après, les dépassent promptement de beaucoup, et, si l'on ne suivait point pas à pas le développement de ces pétales et de ces étamines, on croirait que les pétales ne se montrent qu'après les étamines et n'en sont même qu'une dépendance ». Nous pensons, quant à nous, qu'effectivement ces pétales sont intimement liés aux étamines.

Il suffit de disséquer une fleur pour s'apercevoir combien sont étroits les liens de dépendance entre ces « pétales » et ces étamines (fig. 182). Ces « pétales » sont même, parfois, bilobés. Si nous rapprochons les figures représentant le complexe pétale + étamine de cette Ménispermacée et celles de certaines fleurs mâles unistaminées d'Euphorbiacées (fig. 107, 120) ou d'Urticacées (fig. 180), nous voyons que la ressemblance est frappante. Ne pourrait-on pas considérer ces pétales comme le résultat de la réduction du périanthe de fleurs primitivement beaucoup plus compliquées ? Nous sommes d'autant plus enclin à adopter cette interprétation que l'on sait que les fleurs femelles de certaines Ménispermacées (*Cissampelos glaberrima* L.) (fig 183) sont d'origine réductionnelle.



Fig. 183. — Fleur femelle de *Cissampelos glaberrima*.

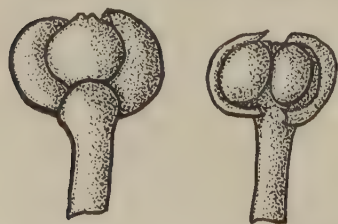


Fig. 184. — Étamines de *Meliosma*.

Le cas de *Cocculus carolinus* n'est sûrement pas unique. Les curieuses étamines de certaines Sabiacées (fig. 184), qui présentent, sur leurs filets, une collerette formée de petites pièces, incitent à penser que, là encore, l'androcée de ces fleurs est constitué d'un groupement de fleurs élémentaires très réduites.

N'en serait-il pas de même chez les Zygophyllacées, les Simarubacées, etc. ?

Peut-être, aussi, pourrait-on interpréter, comme périanthe — plus ou moins réduit — de fleurs élémentaires, certains nectaires liés aux étamines, ou même les pétales de certaines fleurs.

8. — L'inflorescence et les fleurs des Saururacées.

L'étude de l'inflorescence d'*Houttuynia cordata* Thunbg., que nous abordons maintenant, est intéressante, car elle va nous montrer avec une clarté particulièrement nette comment une inflorescence peut devenir fleur, ces deux termes étant pris à leur sens classique.

On sait que les fleurs d'*Houttuynia cordata* sont groupées en épis, dont l'aspect imite une fleur simple de Renonculacées, ainsi qu'HUTCHINSON en a fait la remarque. Les fleurs de la base sont axillées par des feuilles qui, outre leur taille importante, présentent la particularité d'être pétaloïdes, simulant la corolle d'une fleur. Dans les échantillons examinés, ces bractées inférieures modifiées étaient au nombre de 4. Dans d'autres Saururacées, elles peuvent être plus nombreuses. C'est ainsi que nous avons pu en observer 5 ou 6 grandes bractées pétaloïdes à la base des inflorescences d'*Anemiopsis californica* Hook. et Arn.; C.-H. QUIBELL en a observé jusqu'à 8.

Chez *Houttuynia cordata*, ces bractées de la base de l'épi sont les seules à posséder cette structure spéciale. Si nous remontons le long de l'inflorescence, nous nous apercevons que les fleurs sont axillées par des bractées de plus en plus petites, en forme d'âlène. Chez *Anemiopsis californica*, les bractées situées vers le sommet de l'inflorescence sont également réduites, mais restent pétaloïdes et se distinguent par leur forme (fig. 185).



Fig. 185. — *Anemiopsis californica* : bractée florale prise vers le sommet de l'épi.

Dans cette espèce, les bractées du sommet de l'épi rappellent par leur partie basale rétrécie les pétales de certaines fleurs.

Voyons l'appareil floral; les fleurs inférieures de l'inflorescence n'ont pas la même structure que celles des régions supérieures. Décrivons d'abord les fleurs situées à la base et à la partie moyenne de l'épi, les seules qui sont décrites dans les ouvrages classiques (fig. 186). Ainsi C.-H. QUIBELL, qui a étudié les fleurs d'*Anemiopsis californica*, signale que celles-ci sont dépourvues de périanthe, constituées par 3 couples d'étamines et 3 carpelles superposés (fig. 187).

EICHLER, de son côté, donne le diagramme de la fleur d'*Houttuynia cordata* constituée seulement de 3 étamines et 3 carpelles superposés. Selon ce dernier auteur, un cycle d'étamines a avorté.

Nous ne pouvons pas admettre cette interprétation.

En effet, chez *Anemiopsis californica*, il y a bien 6 étamines, mais groupées 2 par 2, et non pas disposées en 2 cycles ; les figures anatomiques de QUIBELL sont démonstratives à cet égard. Pour que l'opinion d'EICHLER sur *H. cordata* soit exacte, il faudrait admettre chez *Anemiopsis californica*, en plus du cycle staminal existant, un cycle d'étamines alternicarpelles avortées. Rien ne nous permet de penser que cela soit exact.



Fig. 186. — Une fleur normale d'*Houttuynia cordata*.

Mais ces fleurs ne nous livrent qu'une partie des faits. Remontons le long de l'épi d'*Houttuynia cordata*. Les fleurs présentent des transformations progressives. Les premières portent sur le gynécée. Les fleurs deviennent paucicarpellées et n'ont plus que deux, puis qu'un seul carpelle (fig. 188 b). Le carpelle qui subsiste est l'un des carpelles latéraux. Plus haut, les fleurs sont uniquement mâles, composées de 3 étamines, sans la moindre trace de gynécée (fig. 188 c). Plus haut encore, nous assistons à des transformations de ces fleurs mâles : l'étamine, adossée à l'axe émetteur, avorte (fig. 188 d, h) ; il en résulte des fleurs mâles bistaminées.

L'anatomie de l'émission de ces fleurs mérite d'être retenue : l'axe de l'inflorescence donne naissance à un ensemble vasculaire rayonnant comportant, au centre, quelques vaisseaux de bois en nombre toujours réduit, sans pôle visible, entièrement environné de liber ; il est une petite protostèle dont la symétrie axiale est bien apparente. Ce petit cordon protostélisque irriguera, en se divisant, les deux filets staminaux dont l'anatomie est nettement bilatérale. Nous interprétons cette structure comme représentant un axe latéral, d'une réduction extrême, portant 2 feuilles.

Mais la fleur bistaminée n'est pas le stade ultime de la transformation de la fleur mâle. En effet, on peut observer des cas où, à l'aisselle d'une bractée très réduite, se développe seulement une étamine (fig. 188 f, k). On pourrait penser que

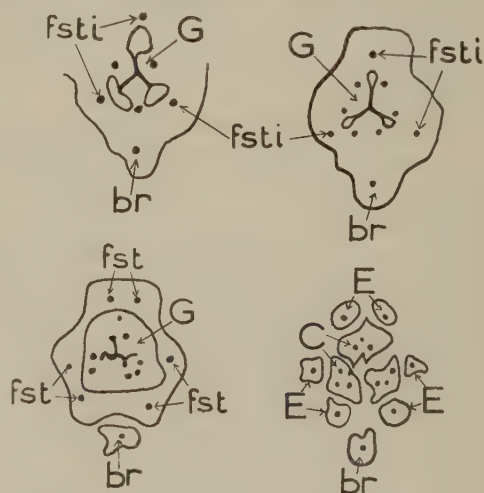


Fig. 187. — Émission des pièces florales chez *Anemiopsis californica*.

(br, bractée florale ; fsti, faisceau staminal initial ; fst, faisceau irriguant une étamine (E) ; G, gynécée ; C, carpelle.) (D'après QUIBELL.)

celle-ci est le résultat d'un simple phénomène de réduction numérique de l'androcée de la fleur bistaminée. La réalité est différente. Cette étamine unique résulte de la fusion des 2 étamines de la fleur bistaminée; comme le montrent les observations suivantes, nous avons trouvé souvent des fleurs bistaminées dont les étamines étaient soudées par leurs filets. Certaines l'étaient seulement à la base, d'autres jusqu'au milieu (fig. 188 e, i), d'autres, enfin, l'étaient totalement sur toute leur longueur, les anthères seules étant libres (fig. 188 j). La soudure complète des 2 étamines et la réduction du nombre des anthères aboutissent à une seule étamine insérée à l'aisselle d'une petite bractée. Nous avons effectivement observé de telles structures, et il n'est pas douteux qu'elles sont le résultat

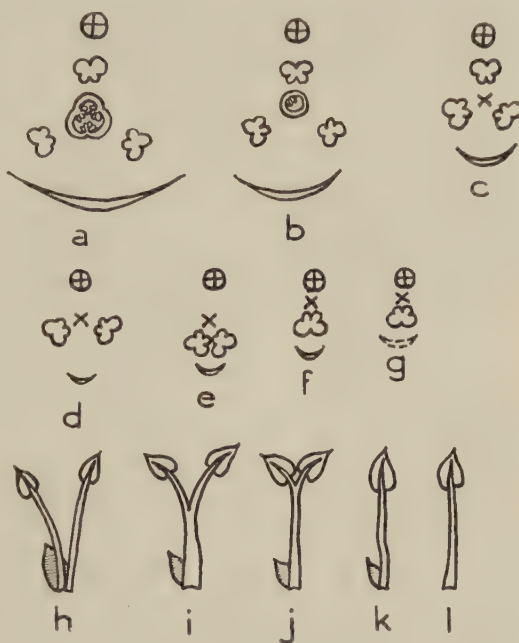


Fig. 188. — *Houttuynia cordata* : passage de la fleur normale tristaminée et tricarpellée à la fleur monostaminée dépourvue de bractée.

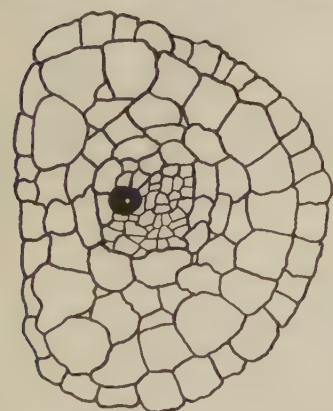


Fig. 189. — *Houttuynia cordata* : Anatomie de l'étamine à l'émission.

réduit, étant entièrement environné par du liber. Plus haut, sur le filet, l'anatomie évolue et devient bilatérale, le liber ne subsistant

des phénomènes que nous avons décrits. Enfin, le stade suivant est marqué par l'avortement de la bractée florale. A ce moment, nous avons une fleur insérée directement sur l'axe de l'épi. Chez *Houttuynia*, cette fleur est unistaminée (fig. 188 g, l). Si tous les stades intermédiaires que nous avons décrits n'existaient pas, il serait très difficile d'interpréter la valeur de cette étamine-fleur. Cette difficulté serait augmentée encore par le fait que cette étamine se comporte comme un organe simple et qu'elle est, dans certains cas, émise par l'axe de l'inflorescence, comme le serait une étamine ordinaire, c'est-à-dire avec un faisceau à symétrie bilatérale (fig. 189). Cependant, dans certains autres cas, nous avons pu observer qu'elle est parfois émise comme un axe, le système ligneux, très

plus que d'un côté, comme c'est le cas pour une étamine normale.

De ce qui précède, il découle que l'étamine unique d'*Houttuynia* n'est pas l'homologue d'une seule étamine de la fleur normale. Elle représente une fleur au sens classique du terme, mais très réduite, comme l'étamine



Fig. 190. — *Anemiopsis californica* : fleur bistaminée et sa bractée pétaloïde.

unique des fleurs mâles du cyathium des Euphorbes. Nous avons pu en suivre la genèse ; elle est le résultat non pas d'un seul processus de transformation, mais de deux : réduction et avortement d'organes, d'une part ; coalescences, d'autre part. L'inflorescence d'*Houttuynia*, à la suite de ces transformations, aboutit, en somme, à une structure très comparable à celle du cône femelle des Conifères et de certaines Préphanérogames où nous avons, à l'aisselle d'une bractée, une ou, plus fréquemment, plusieurs feuilles, se développant sur un axe réduit à zéro. Nous avons même, ici, une structure encore plus évoluée, puisque, dans certains cas, la bractée axillante elle-même avorte.

Bien entendu, nous ne croyons pas que toutes les fleurs unistaminées des Phanérogames ont la même valeur. Mais il nous paraît certain, d'après nos recherches, que des fleurs unistaminées ne sont pas forcément des fleurs originellement telles, mais sont plutôt le résultat de l'évolution de fleurs plus compliquées. Nous verrons, plus loin, l'intérêt que peut avoir ce résultat pour l'interprétation de la structure de certaines fleurs.

Voyons maintenant l'épi d'*Anemiopsis californica*. Malheureusement, nous n'avons eu à notre disposition que du matériel d'herbier ; nous avons pu faire cependant un certain nombre d'observations qui nous paraissent dignes d'être signalées. Nous avons observé, dans cette espèce, un certain nombre de faits différents de ceux observés chez *Houttuynia*. Nous y avons vu, en effet, que même les fleurs situées vers le sommet de l'épi étaient axillées par des bractées, réduites, il est vrai, mais néanmoins de taille notable, si on les compare à celles d'*Houttuynia*. De plus, elles sont pétaloïdes jusqu'à un niveau assez élevé. Quant aux fleurs axillées par ces bractées, elles sont de plus en plus réduites vers le sommet de l'inflorescence. Nous avons constaté des fleurs bistaminées (fig. 190) et unistaminées.

Parmi ces dernières, nous en avons trouvé une qui était axillée par une bractée qui présentait, sur l'un de ses bords, un sac pollinique (fig. 191),



Fig. 191. — *Anemiopsis californica* : fleur unistaminée et sa bractée ; cette dernière est elle-même fertile.

et d'autres dont les bractées étaient plus ou moins avancées dans leur transformation en étamines (fig. 192).

Ce phénomène est identique à celui que nous avons décrit dans l'inflorescence mâle de *Cephalotaxus* ; mais un transfert de la fonction reproductrice, depuis les feuilles des axes A_2 de fleurs aux feuilles (bractées) axillantes fixées sur l'axe A_1 , n'avait pas encore été signalé chez les Angiospermes. Dans la suite de notre exposé, nous verrons que ce cas n'est pas peut-être aussi rare qu'il ne le paraît et que ce phénomène peut permettre d'expliquer certaines « anomalies » que l'on observe dans les structures dites florales.

Pour résumer, nous avons essayé de schématiser dans une figure (fig. 193) les observations faites vers le sommet de l'épi des deux Saururacées que nous venons d'étudier. Nous n'y faisons pas figurer la partie tout à fait terminale de l'inflorescence, dont nous allons nous occuper maintenant.

Examinons, par exemple, ce que nous avons observé dans une des inflorescences étudiées, schématisée dans la figure 194.

Au centre de ce diagramme, c'est-à-dire au sommet de l'épi, il y a 3 carpelles, puis, en descendant l'inflorescence, on rencontre 3 étamines superposées aux carpelles. Ainsi, à l'extrémité de l'épi se trouve un ensemble dont l'organisation est identique à celle des fleurs que l'on trouve à la base de l'inflorescence. Cependant, dans ce cas particulier, il y a une

petite différence. En effet, au sommet de l'épi, les 3 étamines ne sont pas soudées aux carpelles, comme c'est le cas normal dans les fleurs d'*Houttuynia cordata* ; l'une est libre (fig. 194, *El*), une autre (*Es*) est à peine soudée au carpelle correspondant ; la troisième (*Ec*) seule présente une concrescence identique à celles que l'on observe dans les fleurs normales.

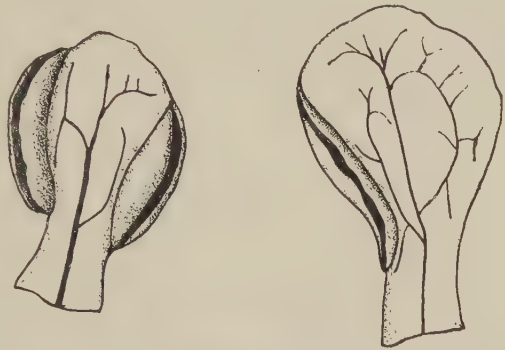


Fig. 192. — *Anemopsis californica* : bractée de fleurs réduites, plus ou moins transformées elles-mêmes en étamines.

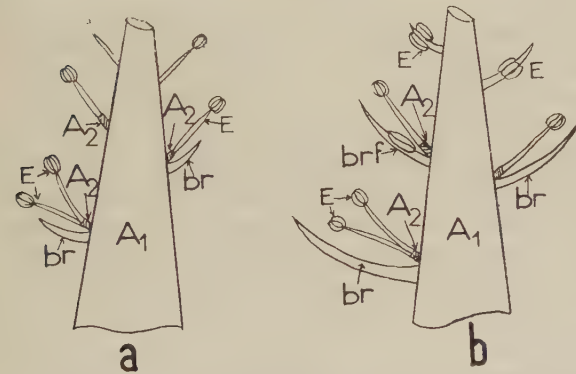


Fig. 193.

a, représentation schématique de la zone subterminale de l'épi d'*Houttuynia cordata* ; *b*, représentation schématique de la zone subterminale de l'épi d'*Anemopsis californica*.

appeler périanthe les 3 bractées qui axillent parfois les 3 étamines-fleurs du sommet de l'inflorescence. Les Saururacées nous montrent ainsi une origine possible du périanthe. Si l'épi d'*H. cordata* n'était composé que des éléments du sommet, nous serions en présence d'une fleur trimère du type monocotylédone, mais obdiplostémone. Enfin, dans le cas où les phénomènes décrits se généraliseraient sur l'inflorescence entière, il en résulterait une fleur polystaminée acyclique.

Continuons, maintenant, l'observation du diagramme de ce sommet d'épi d'*Houttuynia cordata* (fig. 194). A l'extérieur des deux cycles d'étamines dont nous avons, plus haut, déterminé la valeur, nous trouvons d'autres étamines groupées par trois (fig. 194 a, a'), ou par deux, axillées par une petite feuille (b, b', b''), c'est-à-dire des fleurs plus ou moins réduites. L'intérêt général de cette constatation est qu'elle peut permettre d'expliquer, par exemple, la présence dans certaines structures florales de couples ou de groupes d'étamines insérées à l'aisselle de pièces du périanthe, sans qu'on soit



Fig. 195.

Fig. 196.

Fig. 195. — *Houttuynia cordata* : diagramme d'un sommet d'épi comportant moins de fleurs réduites que le précédent (fig. 194).

Fig. 196. — *Houttuynia cordata* : sommet d'épi comportant une demi-étamine-flower ($1/2 E$).



Fig. 197. — *Houttuynia cordata* : sommet d'épi présentant un staminode-flower (a) et un nectaire-flower (b).

obligé d'avoir recours à l'hypothèse de dédoublements. Il y a en outre (d) une autre fleur réduite à une étamine et dépourvue de bractée.

Il est clair que les diagrammes des sommets d'épi d'*H. cordata* ne sont pas tous identiques, puisque la composition de l'inflorescence est variable, du fait de l'inconstance numérique des fleurs réduites et de leur degré de réduction.

C'est ainsi que le diagramme de la figure 195 représente une « fleur-inflorescence » dans laquelle intervient un nombre de fleurs plus réduit que dans le cas que nous venons de décrire.

Le diagramme de la figure 196 montre que l'une des 3 étamines-fleurs alternant avec les 3 étamines de la fleur terminale normale est réduite à une « demi-étamine-flower » (fig. 196, $1/2 E$). En effet, elle est munie seulement de 2 sacs polliniques au lieu de 4, nombre normal. Parfois même, cette étamine-flower est encore plus réduite, puisqu'elle peut être transformée en staminode (fig. 197 a) ou même en organe rappelant

tout à fait les nectaires (fig. 197 *b*) que l'on rencontre dans certaines fleurs.

Ces staminodes et nectaires sont des « staminodes-fleurs » et des « nectaires-fleurs » ; leur vascularisation est très simple, composée en général par un paquet de liber qui peut être très réduit.

Enfin, et ce sera le dernier type que nous signalerons, l'organisation « florale » terminale peut être dimère (fig. 198), à sommet occupé par 2 carpelles accompagnés de 2 étamines épicalpelles et, sous ces organes,

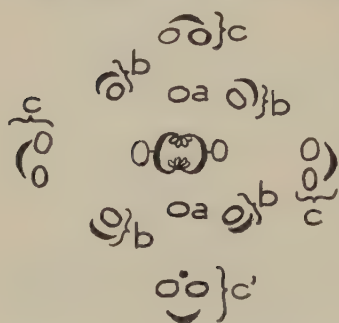


Fig. 198. — *Houttuynia cordata* : sommet d'épi à organisation dimère.

(*c'*, fleur à deux étamines et un staminode ; *c*, fleurs à deux étamines ; *b*, fleurs unistaminées munies de leur bractée ; *a*, fleurs unistaminées dépourvues de bractée.)

en alternance, comme dans le cas des « fleurs » terminales trimères, 2 étamines-fleurs (*a*) non axillées par des bractées, puis, plus bas, munies de leurs bractées, 4 « étamines-fleurs » (*b*), enfin des couples d'étamines (*c*), tous ces étages, sauf le culminal, représentant des fleurs réduites. L'une de celles-ci (*c'*) montre, sous forme d'un staminode réduit, un reste de la troisième étamine de la fleur normale.

Conclusion. — Nos recherches sur l'organisation florale des Saururacées nous ont permis de montrer, avec une grande clarté, la genèse de la fleur, à partir d'une inflorescence. L'épi d'*Houttuynia* n'est plus entièrement une inflorescence, et ce n'est pas encore une fleur. L'état floral typique n'est réalisé qu'au sommet de l'épi ; à la base, l'organisation en est la plus éloignée ; les niveaux moyens ont une

structure intermédiaire. Le mouvement phylogénétique vers l'état floral prend son essor au sommet et gagne, de là, des régions de plus en plus basses, par une sorte d'invasion basipète comparable à celle décrite par L. EMBERGER, dans la phylogenèse des organes végétatifs, notamment, des Fougères.

Les faits décrits permettent de penser que l'épi floral des Saururacées, tel qu'il est actuellement, dérive d'une inflorescence homogène, c'est-à-dire uniquement composée de fleurs, probablement trimères. Le double jeu des réductions florales et des contractions morphologiques, s'exerçant progressivement de haut en bas, a conduit à l'organisation actuelle de l'inflorescence des Saururacées.

L'enchaînement des étapes est si naturel qu'on peut en déduire la suite de la phylogenèse ; l'état floral, n'existant qu'au sommet de l'inflorescence des Saururacées, peut se généraliser et engendrer ainsi une fleur du type acyclique, polystaminée, à périanthe simple. De nouvelles réductions et contractions pourront ensuite simplifier de plus en plus et très diversement le plan floral.

Les Saururacées nous montrent également une origine possible du périanthe, lequel peut résulter des bractées persistantes, axillant les étamines-fleurs les plus externes.

Cette étude permet aussi de rendre compte de certaines structures de l'androcée, jadis uniquement interprétables comme issues de dédoublement.

Dans cette famille, nous avons également constaté des staminodes et des nectaires issus de la réduction de fleurs, phénomène explicable, puisque, dans beaucoup de cas, les nectaires floraux ont la valeur d'étamines et qu'il existe des fleurs monostaminées.

A ces conclusions, on peut joindre quelques réflexions d'un ordre très général.

Les Saururacées sont un exemple de l'insuffisance des méthodes anatomiques pour expliquer, à elles seules, la phylogenèse de certaines structures florales. Dans le cas présent, celles-ci sont même totalement impuissantes, puisque des étamines, représentant manifestement des fleurs réduites, sont anatomiquement des feuilles simples et émises comme telles.

Elles permettent de comprendre certains cas, dits tératologiques, de structures florales, dans lesquelles des étamines sont remplacées par des fleurs « secondaires » ou de petits bourgeons (*Cardamine hirsuta* L., etc.).

Elles rendent compte aussi de la difficulté, ou de l'impossibilité, qu'ont éprouvée les ontogénistes pour déceler, par leurs méthodes, la vraie nature des « fleurs ». Ainsi, PLANTEFOL, pour ne citer qu'un auteur contemporain, n'a pas retrouvé dans la fleur les hélices foliaires des rameaux végétatifs et n'a pu mettre en évidence des rapports de contiguité entre les pièces du périanthe et les cycles successifs d'étamines. De l'étude des Saururacées, il découle, nous semble-t-il, qu'il est normal que ces rapports soient profondément troublés. En effet, à partir d'un certain niveau, les feuilles qui, normalement, devraient être produites par les centres générateurs des hélices foliaires avortent ; il ne subsiste que le produit axillé qui peut être pluristaminal. C'est ce que nous avons observé souvent chez *Houttuynia*.

Nos observations montrent enfin les relations très étroites pouvant exister entre un organe foliaire et le produit qu'il axille. L'organe axillé, dans le cas présent, peut être une étamine-fleur. La solidarité est particulièrement nette chez *Saururus cernuus* L., où bractée et fleur axillée sont partiellement concrescentes.

Ces dernières remarques jettent un jour nouveau sur la loi de l'alternance des cycles, qui est considérée, depuis EICHLER, comme une des bases de la morphologie florale.

9. — La fleur des Liliiflores et remarques sur l'origine de la corolle.

Nos observations sur les Saururacées nous permettent d'expliquer certains faits constatés chez les Liliiflores.

Revenons, pendant quelques instants, à l'inflorescence d'*Houttuynia cordata* Thunbg., qui va nous servir de type de démonstration. En remontant

le long de l'inflorescence, nous avons noté que les fleurs normalement tristaminées et tricarpellées subissent des transformations telles que certaines d'entre elles, situées au sommet de l'épi, sont réduites à une étamine axillée par une bractée (1) (fig. 188 f). Les bractées de ces fleurs unistaminées sont très réduites, mais, par contre, celles des fleurs situées à la base de l'épi sont très développées, pétaloïdes, simulant parfaitement des pétales, et l'ensemble, un périanthe. Ces fleurs unistaminées sont étroitement solidaires de leur bractée axillante.



Fig. 199. — Fleur de *Triglochin*. (Pris dans WETTSTEIN.)

Or l'étamine-fleur des Saururacées et sa bractée représentent, en réalité, une bractée axillant un axe A_2 virtuel, portant une feuille, l'étamine. Étant donné la profonde solidarité qu'on observe, dans beaucoup de Monocotylédones, entre sépale et étamine superposée, en particulier chez les *Triglochin* où les étamines du cycle externe sont réellement à l'extérieur des sépales internes (fig. 199), on peut se demander si la fleur trimère classique des Monocotylédones n'est pas homologue de 6 fleurs monostaminées axillées par 6 bractées, le sommet de l'axe étant occupé par 3 carpelles.

Nous avons examiné cette hypothèse et constaté qu'elle avait le mérite d'expliquer un grand nombre de cas « anormaux ».

Ainsi, nous avons eu la bonne fortune de trouver de ces cas particulièrement intéressants chez une espèce d'Ail, *Allium aff-subhirsutum* L., qui, en mai 1952, a produit, au Jardin des Plantes de Montpellier, un grand nombre de fleurs dans lesquelles une ou plusieurs étamines étaient remplacées par une fleur normale (fig. 200), par conséquent secondaire, axillée par un tépale blanc. Le cas le plus simple est représenté dans la figure 201, dans lequel un tépale externe axillait une fleur orientée, par rapport à l'axe de la fleur mère, exactement comme celle-ci ; il n'y a



Fig. 200. — Inflorescence anormale d'*Allium aff-subhirsutum*; des fleurs remplacent certaines étamines.

(1) Nous avons vu que cette bractée peut être même réduite à zéro (fig. 188 g).

donc aucun doute que cette fleur secondaire s'est substituée à une étamine occupant primitivement la même place. Dans une autre fleur (fig. 202), il y avait 2 fleurs secondaires (*fls*) remplaçant 2 étamines; la fleur mère était alors composée d'un double périgone, de fleurs secondaires normales, axillées par 2 sépales contigus et 4 étamines. Parmi les 2 fleurs secondaires, celle correspondant à l'étamine externe était épanouie et assez longuement pédonculée, tandis que l'autre, occupant la place d'une étamine interne, était en bouton et subsessile. Enfin, dans une troisième fleur, la fleur n'avait plus que 2 des étamines habituelles, les 4 autres (2 du cycle externe et 2 du cycle interne) étant remplacées par des fleurs secondaires (fig. 203).

En présence de ces faits (1) et en les rapprochant de ceux observés et décrits ailleurs, dans le présent mémoire, on peut se demander si les fleurs trimères classiques de Monocotylédones ne représentent pas un ensemble plus ramifié, contracté à un tel degré par la phylogenèse que sa structure originelle est complètement masquée et n'apparaît qu'accidentellement.

La justification de cette interprétation nécessite la présence occasionnelle, à la place des étamines, d'axes secondaires réels et l'observation

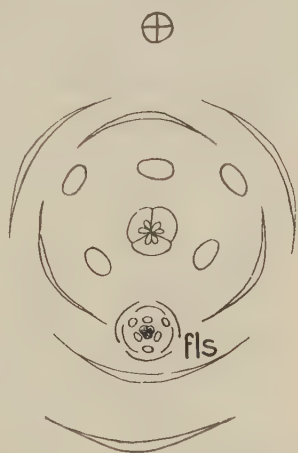


Fig. 201. — Diagramme d'une fleur anormale d'*Allium aff-subhirsutum* dans laquelle une étamine est remplacée par une fleur (*fls*).



Fig. 202.

Fig. 202. — Diagramme d'une fleur anormale d'*Allium aff-subhirsutum*, dans laquelle deux étamines sont remplacées par des fleurs (*fls*).

Fig. 203. — Diagramme d'une fleur anormale d'*Allium aff-subhirsutum* dans laquelle quatre étamines sont remplacées par des fleurs (*fls*).



Fig. 203.

d'un mécanisme réductionnel de ces axes secondaires aboutissant à l'étamine isolée insérée sur un axe virtuel.

(1) Des observations similaires ont été faites chez *Scilla hispanica* Mill. par A. ARBER.

La première condition est pleinement satisfaite par les fleurs anormales d'*Allium* décrites plus haut. Sans affirmer qu'elles représentent réellement l'état ancestral, tous les faits que nous avons exposés jusqu'à maintenant permettent d'envisager comme une possibilité l'existence d'états comparables dans l'ascendance phylogénétique des fleurs d'*Allium*.

En faveur de la deuxième condition, nous pouvons invoquer les faits suivants :

1° La réduction des axes secondaires peut être constatée dans la longueur inégale des pédoncules des fleurs secondaires. Certaines de ces



Fig. 204. — *Colchicum autumnale* : staminisation d'un tépale par transfert de la fonction reproductrice concomitant à l'avortement de l'étamine épitépale. (D'après L. EMBERGER.)

dernières étaient subsessiles — il est vrai qu'elles n'étaient pas encore épanouies. De toute façon, la diminution de la longueur des pédoncules floraux jusqu'à la quasi-disparition est une possibilité dont on a tant d'exemples qu'elle ne peut être contestée.

2° La disparition du périanthe a probablement lieu par la staminisa-

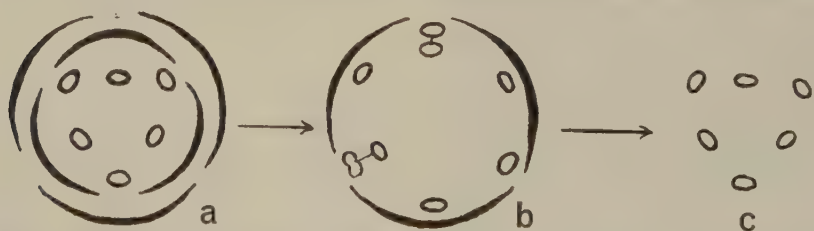


Fig. 205. — Passage de la fleur normale des Liliiflores à la fleur nue, par avortement des étamines axillaires et transfert de la fonction sporogène aux tépales. (Inspiré d'EMBERGER.)

tion des tépales, comportant le transfert de la fonction sporogène de l'étamine à son tépale sous-jacent (axillaire). Ceci a été constaté par L. EMBERGER chez *Colchicum autumnale* L : une étamine s'atrophie, tandis que son tépale devient pollinifère (fig. 204). Tout se passe suivant le schéma général que nous avons décrit en détail dans le glomérule mâle de *Cephalotaxus*. L. EMBERGER a trouvé des fleurs de Colchiques à périanthe formé de 3 tépales et androcée hexastaminée, les 3 tépales internes étant plus ou moins complètement à l'état d'étamines (fig. 205 b).

Si la staminisation s'étendait à tous les tépales, le résultat serait une fleur nue, à périanthe « avorté » (fig. 205 c).

3° La disparition du gynécée et la réduction numérique des étamines sont des phénomènes fréquemment observés, en particulier chez les Saururacées (p. 131) et chez les Euphorbiacées, pour ne citer que deux exemples.

La fleur des Liliiflores a donc parfaitement pu être formée à partir d'un système ramifié, et son périanthe édifié avec des bractées pétaloïdes.

Dans notre démonstration, le point de départ a été la fleur d'*Allium* dont les tépales axillaient des fleurs secondaires. Celles-ci peuvent, elles-mêmes, déjà avoir été le résultat des phénomènes précités. Ainsi, d'étage en étage, l'inflorescence s'achemine, par des étapes successives, jusqu'à la fleur unique solitaire. Le tout

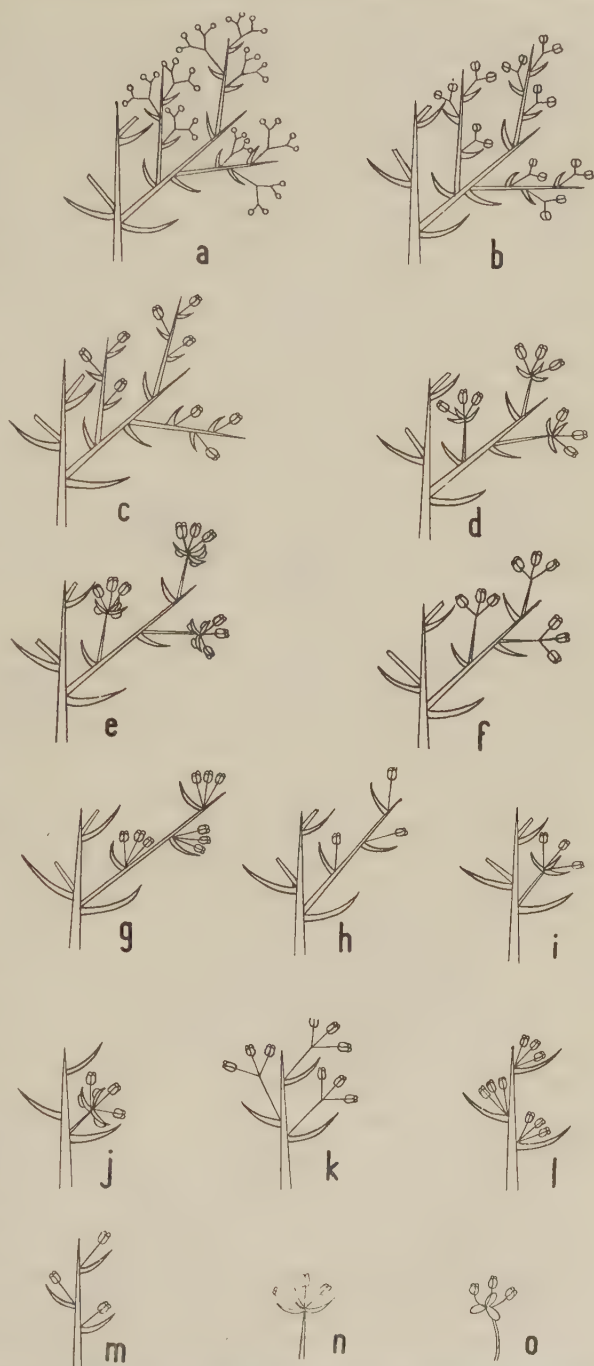


Fig. 206. — Schémas montrant l'origine possible d'une fleur mâle à trois étamines et trois tépales (o), à partir d'un ensemble de cauloides du type *Asteroxylon* (a) ; la condensation des cauloides aboutit, en c, à la formation d'étamines ; les contractions se poursuivant, on aboutit à des fleurs mâles périanthées (d) ; on assiste ensuite au transfert de la fonction pollinifère (e), processus dont le résultat est la fleur nue (f) ; la condensation et la simplification de ces fleurs aboutissent à des fleurs mâles périanthées (i), identiques à celles du stade d. Les mêmes processus (transfert de la fonction pollinifère, contractions, simplifications) interviennent et on aboutit à la fleur unique terminale (n, o).

premier point de départ — qui se perd dans la nuit des temps — a pu être un état très ramifié d'étamines solitaires, axillées, elles-mêmes à l'état d'organes doublement dichotomes à fourches monosporangées (fig. 206).

D'après ce qui précède, le périanthe de la fleur des Monocotylédones

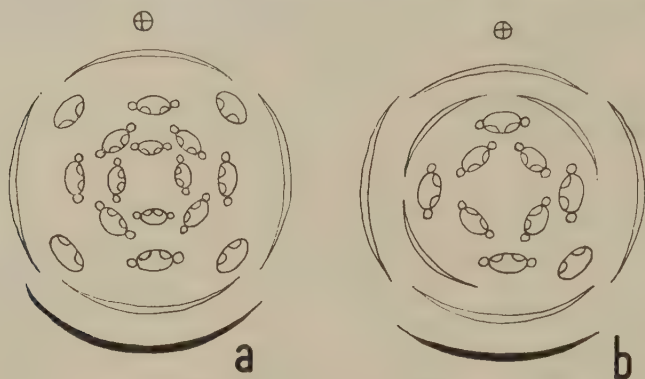


Fig. 207. — *Laurus nobilis*.

a, fleur mâle normale ; b, fleur mâle dont trois étamines du cycle externe sont transformées en tépales.

(type Liliiflores) serait donc formé par des bractées axillant des fleurs monostaminées, non d'origine staminale comme certains auteurs l'ont admis (cf. EMBERGER chez *Colchicum*, loc. cit.).

Nous avons trouvé des exemples où l'origine staminale de la corolle

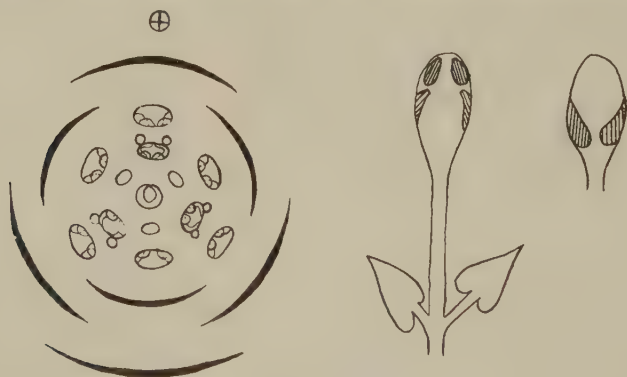


Fig. 208. — *Persea gratissima* : diagramme de la fleur normale à deux cycles de tépales ; à droite, dessin de face et de dos d'une étamine du cycle interne, pseudo-extrorse.

ne peut pas être mise en doute, par exemple chez les Lauracées et chez *Argomuellera macrophylla* (voir p. 106), pour ne citer que deux cas que nous avons personnellement étudiés. Chez *Laurus nobilis* L., nous avons vu des fleurs dans lesquelles le cycle staminal externe (fl. ♂) ou staminodial (fl. ♀) était transformé partiellement ou presque entièrement en tépales (fig. 207). Ainsi se trouvaient réalisées des fleurs mâles ou femelles présentant deux cycles de tépales.

Le deuxième cycle a, indiscutablement, dans ce cas, une origine staminale, conformément à ce que prévoyait L. EMBERGER lorsqu'il écrivait : « Chez beaucoup de plantes, la corolle est issue de la transformation des étamines les plus externes de la fleur primitive. » C'est bien le cas, en effet, chez les Lauracées : chez le *Laurus nobilis*, les étamines les plus externes de la fleur primitive se transforment exceptionnellement en tépales, alors que chez *Persea gratissima* Gärt. (fig. 208) (1), par exemple, les fleurs ont normalement toujours deux cycles de tépales. On peut même se demander si le cycle externe de tépales n'est pas lui-même d'origine staminale. En effet, dans certaines fleurs mâles de *Laurus*, nous avons observé un des tépales externes transformé en staminode (fig. 209).

Rappelons maintenant *Argomuellera macrophylla* (p. 105) ; celle-ci, outre l'intérêt qu'elle présente de montrer comment peut se faire le passage d'une fleur mâle à une fleur femelle, est de la plus haute valeur pour comprendre l'origine du cycle interne du périanthe, que l'on rencontre chez d'autres plantes de la même famille.

En effet, nous avons vu que l'inflorescence de cette espèce est un épi, les fleurs mâles étant

situées à la base, les femelles au sommet. Les fleurs mâles ont un périanthe de 3 pièces en un seul cycle et une trentaine d'étamines. Par contre, les fleurs femelles ont deux cycles de pièces périanthaires et un gynécée tricarpellé entouré d'un disque à la base (fig. 146). Parfois, les fleurs femelles typiques sont directement en contact avec les fleurs mâles typiques, mais, dans d'autres cas, elles sont séparées par des fleurs intermédiaires qui montrent clairement que les pièces du périanthe interne sont d'origine staminale (fig. 151). Nous avons déjà étudié (p. 104) les fleurs de cette plante. Nous avons seulement voulu rappeler, ici, dans le cadre de l'origine staminale du périanthe, une de leurs originalités.

Dans ces cas, où, sans contestation possible, il y a un périanthe d'origine staminale, nous avons toujours vu une transformation pure et simple d'une étamine en pièce périanthaire.

Chez les Liliiflores, les Colchiques, en particulier, il semble y avoir un mécanisme très différent et plus complexe, ainsi que l'expose L. EMBERGER dans son mémoire. Il y est dit que *le plus souvent l'étamine épipétale de la pièce périanthaire en transformation s'atrophie, en même temps que la fonction pollinifère est transmise au tépale, lequel devient étamine parfaite. L'étamine peut aussi disparaître lorsque le tépale correspondant est encore foliacé*. D'autres observations concordent encore avec notre interprétation.



Fig. 209. — *Laurus nobilis* : portions de périanthes de fleurs dont certains tépales du cycle externe sont transformés en staminodes.

(1) Le diagramme que nous donnons diffère de celui des auteurs, EICHLER en particulier. Ceux-ci signalent que le cycle d'étamines internes est extrorse. Comme on peut le voir sur les dessins (fig. 208), ce n'est qu'une illusion. Il n'y a qu'une tendance vers ce type de déhiscence.

Dans la fleur des Velloziacées (*Vellozia*, *Barbacenia*), il y a, à la place d'une étamine épispéale, un « faisceau » d'étamines, lequel équivaldrait, dans notre interprétation, à une fleur mâle pluristaminée au lieu de monostaminée.

Les étamines de certaines Commélinacées, présentant une collerette, pourraient être homologuées à un périanthe très réduit, comparable à celui que nous avons vu chez certaines Euphorbiacées ; ces étamines seraient alors des fleurs très réduites.

A. ARBER a comparé les rapports de la vascularisation entre pièces en périanthe et étamine superposée, d'une part, et ceux entre feuille axillante et bourgeon végétatif, d'autre part, et en a souligné l'identité.

L'interprétation que nous donnons de la fleur des Liliiflores a encore le mérite, à nos yeux, d'expliquer un grand nombre de cas tératologiques observés couramment dans les fleurs de Liliiflores et dont L. EMBERGER a fourni, récemment encore, beaucoup d'exemples, dans son mémoire sur les Colchiques.

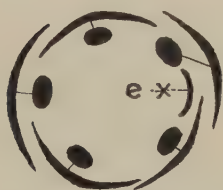


Fig. 210. — *Colchicum autumnale* : fleur à six tépales et cinq étamines par avortement de l'étamine *e*. (D'après L. EMBERGER.)

Ainsi, l'avortement d'une des pièces du complexe tépale-étamine, sans que le reste de la fleur en soit modifié, peut être facilement expliqué. Reportons-nous aux diagrammes donnés par L. EMBERGER : l'un d'eux (fig. 210) représente une fleur à 6 tépales et 5 étamines. A notre avis, il exprime l'avortement d'une étamine épitépale (fig. 210 *e*), conformément à ce que nous avons observé ailleurs, par exemple, chez *Cephalotaxus* (voir p. 20).

On peut également très bien y envisager la formation d'une fleur à 5 tépales-6 étamines par l'avortement du tépale dans le complexe tépale-étamine, comme l'a constaté EMBERGER et nous-même, au sommet de l'épi d'*Houttuynia* et chez des Euphorbiacées.

Néanmoins, pensons-nous, les fleurs à 5 tépales et 6 étamines et, plus généralement, les fleurs ayant un nombre d'étamines plus grand que le nombre des tépales peuvent encore avoir une autre origine et être le résultat d'un transfert de la fonction pollinifère à la feuille axillante (tépale) suivant le mécanisme décrit par nous chez *Cephalotaxus* (voir p. 20) et *Anemopsis californica* (voir p. 132) et par L. EMBERGER chez *Colchicum autumnale* (fig. 204).

Enfin, notre interprétation permet de comprendre la difficulté, soulignée par PLANTEFOL, de tracer des hélices foliaires passant par toutes les pièces florales, en particulier dans la fleur de Tulipe, qu'il a étudiée en détail. N'ayant pas reconnu d'hélices foliaires dans ces fleurs, cet auteur en déduit que rien ne permet de conclure à la nature foliaire des étamines et des carpelles, conclusion à laquelle il paraît difficile de souscrire, tellement sont nombreux les arguments qui établissent ces homologues ; nous renvoyons aux auteurs ayant étudié cette question.

Notons seulement que, si notre interprétation est exacte, les étamine

ne doivent pas se trouver sur une hélice, puisqu'elles sont considérées comme produit axillaire des sépales et insérées sur un axe secondaire virtuel.

A notre avis, la réalité est celle-ci (fig. 211) : les hélices foliaires passent chacune par un tépale externe (a_1, b_1, c_1), un tépale interne (a_2, b_2, c_2), un carpelle (carp. 1, carp. 2, carp. 3), chaque étamine ($c_3, c_4; a_3, a_4$;

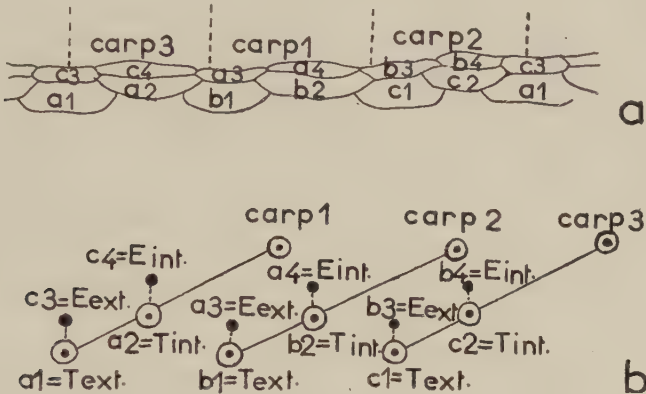


Fig. 211. — Les hélices foliaires dans la fleur de Tulipe.
a, diagramme d'insertion des pièces. (D'après PLANTEFOL) ; b, notre interprétation.

b_3, b_4) étant portée par « un rameau secondaire » réduit à zéro, à l'aisselle des tépales. Dans ce cas, le diagramme de *Triglochin* n'est plus du tout aberrant.

Un autre des avantages de notre interprétation de la fleur classique des

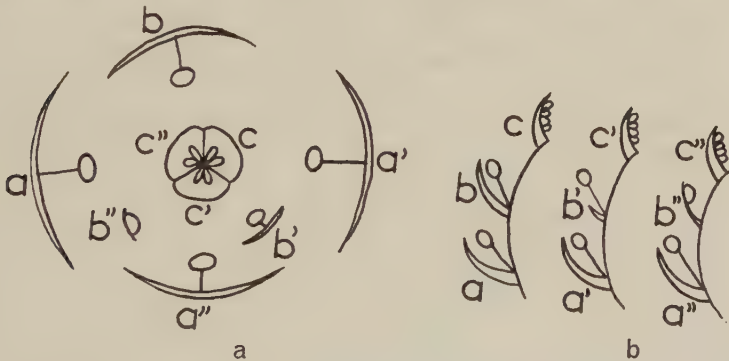


Fig. 212. — *Leucojum aestivum* : diagramme d'une fleur anormale expliqué par le fonctionnement de trois centres générateurs de feuilles (à droite).

Monocotylédones est qu'elle nous permet d'expliquer les cas de méiomérie et pléiomérie que l'on rencontre chez les Liliiflores.

Une modification de mérie est, en effet, la conséquence du transfert des fonctions reproductrices au tépale axillant l'étamine.

Ainsi, la fleur de *Leucojum aestivum* L., dont nous avons figuré le diagramme (fig. 212 a), peut être interprétée comme le résultat du fonctionne-

ment de 3 hélices foliaires (fig. 212 b) donnant respectivement naissance aux pièces $a, b, c; a', b', c'; a'', b'', c''$. On remarque que la pièce b' est réduite, alors que la pièce b'' est transformée en étamine, la fonction pollinifère lui ayant été transférée.



Fig. 213. — *Leucojum aestivum* : diagramme d'une fleur dimère.

Mais il y a plus ; on peut envisager une réduction ou une augmentation du nombre des hélices foliaires qui participent à l'élaboration de la fleur.

C'est le cas de la fleur dont nous donnons le diagramme (fig. 213) ; celle-ci est régulièrement dimère avec 2 cycles de 2 sépales, 2 cycles de 2 étamines, un cycle de carpelles. Manifestement, dans cette fleur n'interviennent que 2 hélices foliaires. Il en est de même de la fleur de la figure 214, mais, dans celle-ci, l'un des tépales (b') porte des sacs polliniques, ce qui est la manifestation d'un début de transfert.

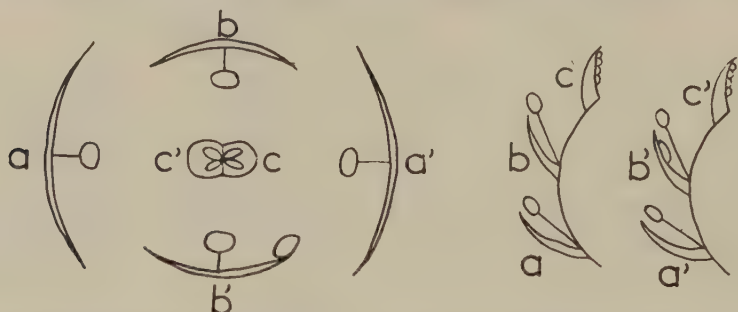


Fig. 214. — *Leucojum aestivum* : diagramme d'une fleur dimère et son explication par le fonctionnement de deux centres générateurs de feuille (schéma de droite).

Nous avons trouvé aussi des fleurs régulièrement tétramères, résultantes du fonctionnement de 4 hélices.

On sait qu'une telle augmentation du nombre des hélices foliaires peut être mise en évidence dans la partie végétative de certaines plantes. L. PLANTEFOL en a signalé un certain nombre. Nous avons pu l'observer particulièrement sur les rameaux secondaires d'*Elodea canadensis* Michaux (fig. 215). A la base, il y a 2 préfeuilles (pr) (1), puis, en position décussée, un ou plusieurs verticilles de 2 feuilles opposées ; au-dessus, on trouve des verticilles de 3 feuilles alternant régulièrement, comme les tépales d'une fleur classique de Liliiflore. Le passage de la position opposée décussée

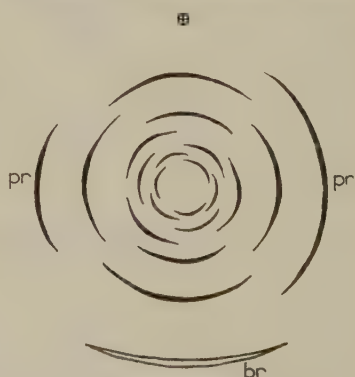


Fig. 215. — *Elodea canadensis* : passage de deux à trois hélices foliaires dans un rameau secondaire.

(1) On sait que cette plante est une des rares Monocotylédones qui présentent deux préfeuilles.

à la position ternée ne peut être expliqué que par le dédoublement, à un certain niveau, d'un centre générateur de feuilles. Au début du rameau, nous avons deux centres générateurs de feuilles ; plus ou moins haut, suivant le rameau secondaire observé, il y en a trois.

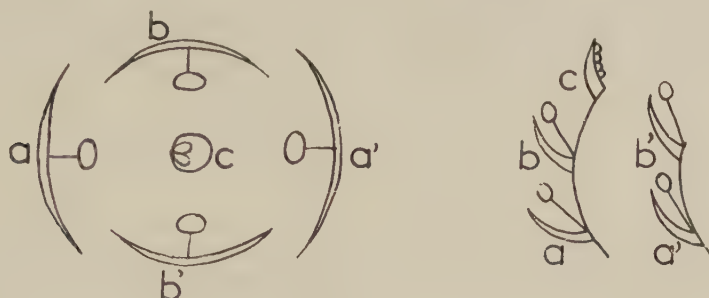


Fig. 216. — *Leucojum aestivum* : diagramme d'une fleur dimère monocarpellée et son explication (schéma de droite) par le fonctionnement inégal de deux centres générateurs de feuilles.

De plus, on peut penser que, dans les fleurs des Liliiflores, il y a, parfois, une inégalité dans le fonctionnement des hélices, en ce sens qu'elles ne produisent plus le même nombre de feuilles.

Ainsi, dans la fleur dimère de *Leucojum aestivum* schématisée (fig. 216), une des deux hélices s'arrête avant le gynécée, ce qui détermine la formation d'un gynécée monocarpique.

Dans le même ordre d'idées, il est intéressant de confronter notre opinion avec les observations anatomiques que A. C. JOSHI a faites sur des *pentaphyllous bicarpellary flowers* de *Gagea fascicularis*. Comparant la vascularisation de ces fleurs et celle de fleurs normales, cet auteur a constaté qu'aucune trace de faisceaux libéro-ligneux n'existe pour les membres avortés. C'est normal, nous semble-t-il, si on admet que les hélices foliaires n'ont pas fonctionné d'une manière identique.

Autre détail intéressant à signaler : le fonctionnement des hélices

peut ne pas être synchrone, ce qui expliquerait le fait (que l'on peut observer assez fréquemment chez *Leucojum aestivum*) que les carpelles ne sont pas insérés au même niveau sur l'axe floral. Le schéma de la figure 217 reproduit des coupes, à des niveaux différents, dans un gynécée tricarpellé d'une

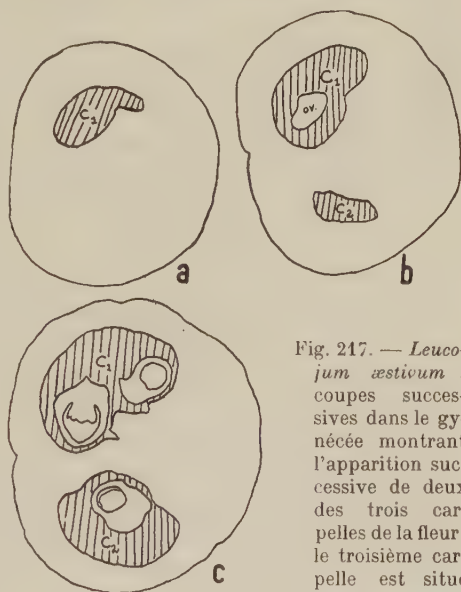


Fig. 217. — *Leucojum aestivum* : coupes successives dans le gynécée montrant l'apparition successive de deux des trois carpelles de la fleur ; le troisième carpelle est situé encore plus haut.

fleur de cette espèce. On voit que l'un des carpelles, c_1 , s'insère nettement plus bas que le deuxième, c_2 ; le troisième apparaît encore plus haut.

Tout cet ensemble d'observations confirme, nous semble-t-il, notre hypothèse. La fleur trimère classique des Liliiflores et d'autres Monocotylédones, loin d'être une fleur à structure simple — comme on l'a considérée jusqu'à maintenant, — est, croyons-nous, le résultat de transformations d'ensembles plus ramifiés ayant abouti au stade actuel, qui dérive d'un plan initial très modifié au cours de la phylogénèse.

10. — Encore sur les Crucifères.

Ce sont des faits comparables à ceux que nous venons de signaler chez les Liliiflores que l'on peut observer chez les Crucifères.

« La fleur des Crucifères... tout le monde la connaît, tout le monde l'a observée. Les maîtres d'école la font disséquer à nos enfants au cours des premières leçons de sciences naturelles. J'ai moi-même étudié cette fleur en classe, lorsque j'avais neuf ans. Elle paraît si simple avec ses 4 sépales, ses 4 pétales en croix, ses 6 étamines, ses 2 carpelles et ses nectaires.

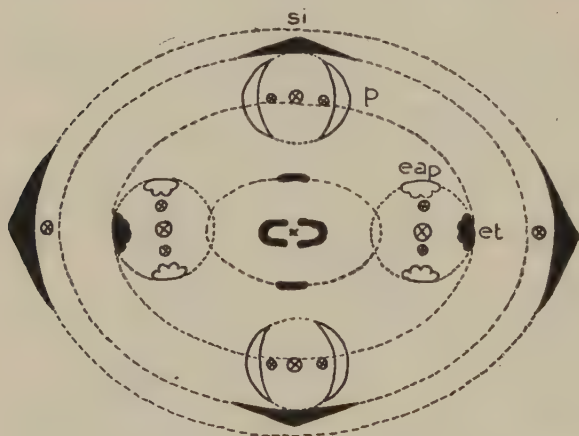


Fig. 218. — Diagramme de la fleur des Crucifères. (D'après MOTTE.)

($\oplus$, les nectaires ; *si*, sépale du cycle interne ; *p*, pétale ; *et*, étamine transverse ; *eap*, étamine antéro-postérieure.)

si curieux, à 2 étamines latérales et 4 antéro-postérieures, ont dérouté les esprits les plus sagaces. Jamais on n'est arrivé à une solution. »

C'est ainsi que s'exprime L. EMBERGER, parlant de la fleur des Crucifères, et il ajoute : « Nous connaissons maintenant le motif de ces incertitudes et de ces difficultés ; la fleur des Crucifères n'est pas encore une fleur, mais un état *préfloral*. » Cette appréciation de l'auteur découle des observations faites par J. MOTTE sur une Crucifère indéterminée de la tribu des *Hesperidexæ*, récoltée en Afghanistan.

Les fleurs de cette espèce avaient un plan normal de Crucifère, mais les différents organes, plus particulièrement le gynécée et les nectaires, s'y présentaient sous des formes aberrantes.

La forme des nectaires était particulièrement intéressante. Ils étaient transformés en petits bourgeons feuillés (fig. 1), à feuilles toujours opposées. La position de ces nectaires est figurée sur le diagramme (fig. 218).

Ces observations ont donné à J. MOTTE l'idée que la fleur des Crucifères serait le résultat de la contraction de petites cymules, les diverses pièces florales, sépales, pétales et étamines, étant les bractées ou les préfeuilles des axes, habituellement à l'état de nectaires. Ainsi, les pétales (*p*) seraient deux groupes de 2 préfeuilles d'un petit axe réduit à un nectaire, axillé par chacun des 2 sépales (*si*) du cycle interne (1), c'est-à-dire les sépales antéro-postérieurs.

L'androcée, lui, se composerait de 2 cymules, chacune des 2 étamines transversales (*et*) servant de bractée à un axe nectaire dont les deux préfeuilles seraient deux des étamines antéro-postérieures (*eap*).

Cette interprétation trouve un appui singulier dans le fait suivant, signalé par MOTTE, qui écrit :

« Si on veut bien étendre la notion, prouvée dans le cas particulier décrit, que les nectaires sont des bourgeons modifiés, axillés par les pièces foliaires bractéales ou préfoliaires qui constituent la fleur, chaque axe dépendant de chacune de ces pièces pourra fournir un nectaire élémentaire, et le nombre total de ces derniers sera

évidemment de 14. Or SCHULTZ attribue précisément à la fleur des Crucifères un nombre maximum de nectaires égal à 14. »

Déjà DE CANDOLLE avait pressenti la complexité de la fleur des Crucifères. Dans sa théorie élémentaire, il exposait que cette fleur est le résultat de la concrescence de 3 fleurs constituées de 4 pétales et 4 étamines avec avortement de 2 fleurs latérales, sauf d'une seule étamine de chaque. Cet auteur se basait sur des fleurs de *Cardamine hirsuta* L., trouvées par Aug. DE SAINT-HILAIRE, constituées de 4 pétales et 4 étamines, et présentant à la place de chacune des 2 étamines latérales une fleur complète de 4 pétales et 4 étamines.

Plus tard, GODRON faisait observer à ce sujet que, chez *Cardamine hirsuta*, les fleurs présentent habituellement 4 étamines. Il faisait ensuite état d'une observation faite par lui sur des fleurs de *Raphanus sativus* L. Ces

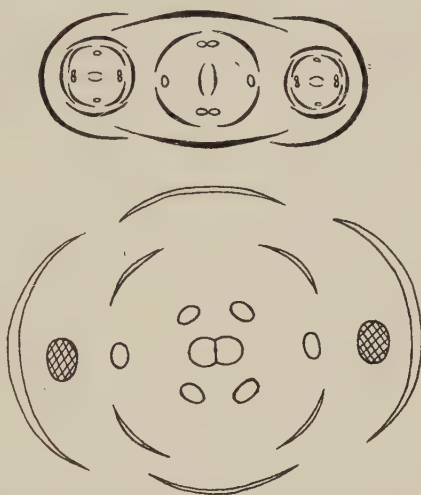


Fig. 219. — *Raphanus sativus* : fleur présentant deux fleurs secondaires à l'aisselle des sépales externes. (D'après GODRON.)

(Sur le diagramme du bas, les fleurs secondaires sont schématisées par un ovale quadrillé.)

(1) Il ressort de tous les travaux récents, et de nos observations personnelles, que le cycle externe du calice est bien constitué par les deux sépales latéraux et non par les deux sépales antéro-postérieurs, ainsi que l'indique EICHLER.

fleurs sont normalement constituées, c'est-à-dire présentent un androcée de 6 étamines ; mais à l'aisselle de chacun des sépales latéraux se développe une fleur. Cette fleur, comme l'indique son orientation, est axillée par le sépale latéral, qui joue donc le rôle de bractée vis-à-vis de cet axe floral (fig. 219).

Ceci confirme la valeur attribuée aux nectaires par J. MOTTE. Les nectaires que l'on peut trouver à l'aisselle des sépales latéraux ont bien la valeur d'axes.

D'autres auteurs ont fait des observations intéressantes. A. ARBER, par exemple, a trouvé des fleurs de *Nasturtium officinale* R. Br. (1) présentant 4 petites fleurs accessoires, imparfaites, dans les espaces entre les étamines internes antéro-postérieures et les étamines externes latérales.

Ces fleurs reçoivent leur vascularisation exclusivement du pétale.

D'après cet auteur, on doit en conclure que le pétale joue plutôt le rôle d'un axe que d'une fleur. Cette opinion ne nous paraît pas juste ; nous pensons plutôt que le pétale joue le rôle de bractée par rapport à la fleur accessoire. De plus, lorsqu'on étudie la vascularisation, on ne doit pas oublier que l'on est en présence d'un ensemble très contracté, ce qui détermine souvent des modifications dans le mode de rattachement de la vascularisation, des « captures » de cordons vasculaires, lesquels n'expriment plus alors l'enchaînement réel des organes.

Une observation, à notre avis, serait plus importante et permettrait de lever le doute, c'est la détermination de l'orientation des pièces de la fleur accessoire. Malheureusement, A. ARBER ne donne pas de diagramme correspondant à ce qu'elle a vu.

Quant à nous, nous sommes persuadé que les 4 fleurs accessoires correspondent au développement anormal des 4 nectaires épipétales (fig. 220), et cette observation va encore dans le sens de ce qu'a dit MOTTE.

Et nous arrivons maintenant aux observations faites récemment par M. CHADEFAUD. Cet auteur se base sur des anomalies observées chez *Cheiranthus Cheiri* L.

Le calice de ces fleurs présente, « outre les 4 sépales réglementaires, 4 sépalules (petits sépales verts, parfois atrophiés), disposés en alternance avec les 4 sépales, donc comme les 4 pétales ».

Un autre fait intéressant est que « chacun de ces 4 sépalules axille une petite fleur secondaire logée dans le périanthe de la fleur principale. Cette



Fig. 220. — *Nasturtium officinale* : fleur anormale présentant une fleur secondaire en face de chaque pétale. (D'après les données de A. ARBER.)

(1) La même observation a été faite dans la même espèce par A. C. HALKET.

fleur secondaire se réduit généralement à son premier cycle, formé, comme il convient, de deux pièces latérales, l'une à droite, l'autre à gauche, comme pourraient l'être des préfeuilles » (fig. 221). Notons au passage l'extrême ressemblance entre ces fleurs réduites et les bourgeons décrits par MOTTE dans la Crucifère qu'il a étudiée.

CHADEFAUD s'appuie sur ces observations pour étayer sa théorie de pièces florales triples (1). Il signale au passage que l'hypothèse est permise de faire de chaque groupe une organisation comparable aux 3 folioles d'une seule et même feuille.

Nous pensons qu'il n'est pas possible de la retenir, car nous ne connaissons pas d'exemple où des bourgeons pourraient être axillés par des portions de feuilles. On peut objecter qu'il existe des bourgeons surnuméraires et qu'une même feuille peut servir de bractée à plusieurs bourgeons. Nous répondrons que, dans ce cas, les bourgeons sont orientés d'une manière identique par rapport à ladite bractée, alors qu'il n'en est pas de même pour les fleurs développées à l'aisselle des sépales et sépales. En effet, nous l'avons vu plus haut — et CHADEFAUD le rappelle dans son mémoire, — GODRON a observé, chez *Raphanus*, la présence d'une fleur accessoire axillée par le sépale latéral ; l'orientation de cette fleur est l'orientation normale d'une fleur de Crucifère par rapport à sa bractée.

Or l'orientation des fleurs secondaires que signale CHADEFAUD fait que les deux premières pièces sont en position rectangulaire, par rapport à celles qu'a signalées GODRON. C'est la position typique de 3 fleurs d'une petite cyme bipare, et non celle que pourraient avoir 3 fleurs dont deux d'entre elles seraient issues de bourgeons surnuméraires.

Nous pensons que les 2 sépales sont, en réalité, les 2 préfeuilles d'un rameau représenté habituellement par un nectaire à l'aisselle du sépale latéral. Ces 2 préfeuilles peuvent être elles-mêmes fertiles, comme l'a observé CHADEFAUD.

La position de ces sépales (*spl*) nettement indiqués sur les schémas faits par cet auteur (fig. 222) permet, je crois, cette conclusion, qui incite à



Fig. 221. — *Cheiranthus Cheiri* : fleur anormale présentant des sépales à l'aisselle desquels se sont développées des fleurs secondaires (schématisées par un ovale quadrillé). (D'après les données de GERBER et de CHADEFAUD.)

(1) C'est une interprétation très comparable que donnait M. C. GERBER, en 1905, lorsqu'il pensait que le pétale des fleurs normales des Crucifères est l'état réduit d'un phyllome trilobé dont deux lobes ne sont plus représentés chacun que par un faisceau longeant les bords voisins du sépale médian et du sépale latéral, entre lesquels le troisième lobe se développe en pétale.

D'après cet auteur, les trois lobes du phyllome sont bien développés chez les *Cheiranthus Cheiri* doubles.

compléter le diagramme de MOTTE et suggère que le nombre maximum des nectaires, chez les Crucifères, doit être de 18 et non de 14.

En rapprochant les descriptions des auteurs, on s'aperçoit que 12 de ces nectaires ont pu être trouvés transformés, soit en fleurs, soit en bourgeons.

Ces diverses observations apportent un argument de poids à l'interprétation de MOTTE.

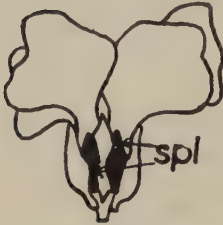


Fig. 222. — *Cheiranthus Cheiri* : fleur anormale avec sépalules (spl). (D'après CHADEFAUD.)

Un point risque d'être l'objet de controverse : il s'agit du fait que des bractées, ou des préfeuilles d'axes, sont transformées en étamines. HAGERUP a déjà montré chez les Pipéracées que les étamines peuvent être des préfeuilles, et nos études sur *Cephalotaxus* et *Anemopsis* ont établi que la fonction pollinifère peut être transférée à une bractée florale.

D'ailleurs, il arrive souvent, chez les Crucifères comme ailleurs, que les étamines retrouvent leur état foliaire initial. C'est ce que nous avons pu observer sur des fleurs prolifères d'*Arabis alpina* L. cultivée.

Les carpelles des fleurs successives y servent de calice à la fleur suivante.

Ces calices-carpelles étaient la plupart du temps entièrement stériles. Il nous est arrivé cependant d'en observer présentant, sur leurs bords, quelques ovules (fig. 223). La fleur initiale était intéressante, en ce sens que les étamines elles-mêmes étaient transformées en staminodes d'aspect de pétales. Ainsi, nous avons pu observer des fleurs constituées d'un calice normal de 4 pièces, auquel faisait suite 10 pièces pétaloïdes, soit les 4 pétales normaux et les 6 étamines transformées.

Cependant, si nous sommes tenté de voir, dans l'explication de MOTTE, une interprétation cohérente de la fleur de certaines Crucifères, nous pensons qu'elle ne permet pas encore d'expliquer facilement toutes les structures observées dans ces fleurs.

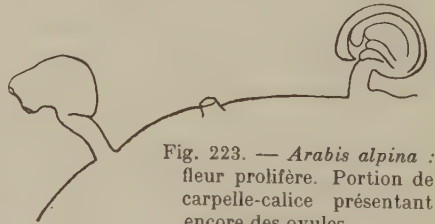


Fig. 223. — *Arabis alpina* : fleur prolifère. Portion de carpelle-calice présentant encore des ovules.

Nous pensons aux fleurs anormales d'*Isatis Djurdjuræ* Coss., dans lesquelles NICOLAS a trouvé 8 étamines ; à la place des étamines latérales qui, dans la conception de MOTTE, représentent les bractées de 2 cymules, il y avait des groupes de 2 étamines. Cependant tout rentre dans l'ordre si l'on admet que la bractée-étamine peut être accidentellement bifide, comme cela peut être observé, çà et là, sur des feuilles végétatives habituellement entières.

11. — La fleur des Malvacées.

Lors du séjour que nous avons fait en Côte-d'Ivoire, nous avons eu à notre disposition de nombreuses fleurs produites par des *Hibiscus rosasinensis* L. à fleurs simples ou à fleurs pleines. L'étude des fleurs pleines de

cette Malvacée nous a révélé un certain nombre de faits que nous exposons dans ce qui suit.

Ces fleurs pleines d'*Hibiscus* se présentent comme des ensembles denses de pièces pétaloïdes rouges ou roses. Mais, en y regardant de plus près, on s'aperçoit que ces pièces pétaloïdes sont ordonnées d'une manière particulière. Il y a toujours, bien entendu, outre un calice normal, les 5 pétales que l'on retrouve dans la fleur simple.

Le gynécée est toujours présent, très souvent transformé et stérile (fig. 224), mais toujours reconnaissable, au moins par les styles et stigmates qui restent identiques à ceux des fleurs normales, sauf que les styles sont, en général, plus courts dans les fleurs pleines.

Les autres pièces pétaloïdes sont disposées en paquets placés devant chacun des 5 pétales normaux.

Étudions en détail un de ces paquets (fig. 225); nous nous apercevons que, très souvent, on peut trouver, au milieu des pièces pétaloïdes stériles, des étamines rigoureusement semblables à celles qui existent dans les fleurs normales, sauf que leur filet est plus court.

Nous avons observé un grand nombre de fleurs et nous avons compté, dans chacune d'elles, le nombre de pièces pétaloïdes et d'étamines. Concurrément, nous avons compté le nombre d'étamines d'un certain nombre de fleurs normales. Si nous rapprochons les moyennes obtenues — 84,6 pour le nombre d'étamines de la fleur normale, 84,8 pour le nombre de pièces de la fleur pleine, — nous sommes en droit, nous semble-t-il, de conclure que les éléments constitutifs de l'intérieur de la fleur pleine sont des étamines transformées.

Il est très facile d'isoler les paquets les uns des autres, alors que, dans la fleur normale, il est difficile de dissocier les phalanges staminales. Dans les fleurs pleines, le tube staminal n'existe donc pas. A sa place, on trouve 5 paquets parfaitement indépendants les uns des autres; ceux-ci sont sou-



Fig. 224. — Portion de gynécée stérile présent dans les fleurs pleines d'*Hibiscus*.



Fig. 225. — *Hibiscus* à fleurs pleines : un paquet de pièces épipétales; on remarquera la présence d'une étamine.

vent constitués, exclusivement, de pièces pétaloïdes homologues d'étamines, comme nous l'avons vu. Cette homologation ne nous semble pas discutable. Nous avons étudié une variété dont les pétales, ainsi que les pièces pétaloïdes des paquets, présentent une tache pourpre à leur base. Or,

lorsque dans les paquets il y a encore des étamines, celles-ci présentent sur leur filet la même tache pourpre. Ces pièces pétaloïdes sont insérées sur un organe plus ou moins allongé, selon les fleurs, et que nous n'hésitons pas à qualifier d'axe. En effet, les pièces pétaloïdes sont disposées, autour de cet organe, d'une manière sensiblement égale dans toutes les directions. L'anatomie est une anatomie que l'on peut qualifier d'axiale. De plus, on peut trouver parfois, mais rarement, au sommet de l'axe des paquets, des étamines et aussi des carpelles (fig. 226) parfaitement reconnaissables, bien que stériles. Ainsi donc, à la place des phalanges d'étamines, il y a un ensemble composé de pièces pétaloïdes à la base ; plus haut, d'éta-



Fig. 226. — *Hibiscus* à fleurs pleines : un paquet de pièces épipétales ; on remarquera, au centre, la présence d'étamines et de carpelles.

mines plus ou moins normalement constituées ; plus haut, enfin, de carpelles, c'est-à-dire qu'à la place des phalanges d'étamines nous avons une fleur. Ces observations permettent d'expliquer les rapports étroits, observés par les auteurs, tels que DUCHARTRE, VAN TIEGHEM, etc., entre pétales et faisceaux staminaux. Ces rapports sont, en réalité, des rapports de bractée à axe. Ils jettent un jour nouveau sur la fleur des Malvacées.

Ainsi, croyons-nous, la fleur des Malvacées n'est pas encore une fleur parfaite, au sens classique du terme. Elle a retenu des traits de son ancien état d'inflorescence. Cette organisation rappelle un peu celle du cyathium des Euphorbiacées, mais en diffère néanmoins beaucoup. Chez les

Euphorbes, en effet, chaque étamine est une fleur très réduite, alors qu'ici c'est chaque phalange staminale qui est l'homologue d'une fleur. Le nombre de fleurs qui participe à l'élaboration de la fleur d'*Hibiscus* est de 6 (5 fleurs mâles axillaires et 1 fleur femelle terminale), alors que ce chiffre est le minimum chez les Euphorbes, observé dans une seule espèce (*Euphorbia hirta*). Dans l'immense majorité des cas, leur nombre est infiniment plus élevé.

Nous pensons qu'une structure comparable existe dans d'autres familles à étamines multiples, par exemple chez les Myrtacées. Dans la Myrte, *Myrtus communis* L., nous avons pu observer, en effet, que les étamines sont en paquets et non dispersées, comme l'indique EICHLER dans ses *Blütendiagramme*. Certaines fleurs de cette espèce sont parfois pléiomères, avec un nombre de pétales supérieur à 5.

La pléiomérie est due au fait que certaines étamines se sont transformées en pétales, comme nous l'ont montré les stades intermédiaires

observés entre étamine et pétale. L'ordre de transformation des étamines n'est pas quelconque. Les modifications portent d'abord sur celles situées à droite et à gauche de la phalange staminale, c'est-à-dire celles qui occuperaient la place normale des préfeuilles si l'axe staminifère était un axe végétatif.

12. — Autres états préfloraux.

Outre ceux que nous avons étudiés en détail (Euphorbiacées, Saururacées, Crucifères, Urticacées, Liliacées, etc.), L. EMBERGER en a signalé un certain nombre chez les Moracées ; plus spécialement le genre *Lanesania* annonçant *Antiaris*. Les structures des appareils floraux de *Dorstenia Massoni* Ed. Bureau (fig. 227) et de *Bosquiea angolensis* Ficalho sont des stades plus ou moins contractés. Une étude approfondie de cette famille serait très intéressante sous ce rapport.

Il en est de même chez certaines Hamamélidacées, où L. EMBERGER signale des états préfloraux, dans le genre *Rhodoleia* et l'organe mâle de *Liquidambar*, chez des Rhamnacées (*Cryptandra*), chez des Loganiacées (*Antonia*).

Un auteur japonais, MIKI, considère même la fleur de *Potamogeton* comme le résultat de la contraction d'une inflorescence. Toutefois, les arguments qu'il avance ne nous semblent pas absolument démonstratifs. Notons cependant l'existence, chez des familles voisines, d'états manifestement préfloraux, par exemple chez les Cyclanthacées, Lemnacées, Liliacées.

De même C. MEZ propose une interprétation ingénieuse, mais reposant sur des bases assez faibles, pour expliquer les ensembles reproducteurs des Rafflesiacées.

D'après cet auteur, la fleur de *Rafflesia* serait un « cyathium » dérivant du spadice de certaines Balanophoracées (*Langsdorffia*, *Thonningia*). Plus contractée encore, la fleur de *Cytinus* dériverait de celle de *Rafflesia* et serait en définitive un cyathium de 8 fleurs nues, monandres, concrecentes.

Chez les Amentales, une structure comme celle du chaton mâle de *Corylus* représente un état très condensé (fig. 228), dérivé, comme l'a montré ABBE, de structures moins contractées. Une inflorescence élémentaire de *Corylus*, avec ses 4 étamines bifides et ses pièces stériles, en nombre plus ou moins grand, rappelle une petite fleur.

Que l'épi mâle de *Casuarina*, dont les feuilles axillent, comme on le sait, une fleur unistaminée, soit réduit à un seul verticille, et nous

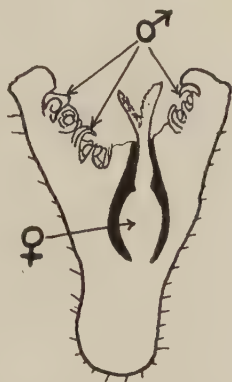


Fig. 227. — *Dorstenia Massoni* : coupe dans l'inflorescence, état préfloral. (D'après Ed. BUREAU.)

aurons, ici encore, une structure annonciatrice d'une « fleur » authentique.

On pourrait multiplier les exemples.

Quoi qu'il en soit, les recherches dont nous venons d'exposer les résultats montrent qu'un certain nombre de fleurs cachent, sous une simplicité apparente, une complexité qui

explique les opinions divergentes des auteurs quant à leur interprétation. Elles ne sont pas encore parvenues au stade floral parfait ; autrement dit, elles sont à l'état préfloral. Les groupes systématiques dans lesquels les fleurs sont encore à l'état préfloral sont, sans doute, plus répandus qu'on ne le croit.

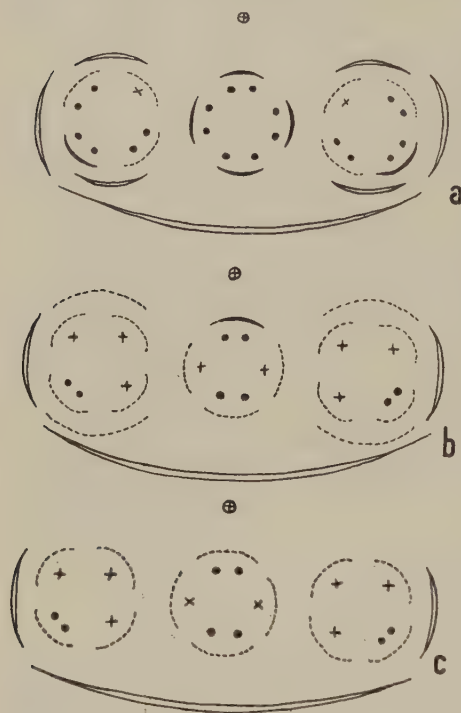


Fig. 228. — Appauvrissement progressif des fleurs mâles chez les *Corylus*.

a, *Corylus Vilmorinii* ; b, *Corylus tubulosa* ; c, *Corylus avellana*. (En partie d'après ABBE.)

III. — CONSIDÉRATIONS SUR LES DIVERSES PARTIES DE LA FLEUR

Des observations personnelles et l'étude des états préfloraux suggèrent un certain nombre de solutions aux problèmes que posent les diverses pièces constitutives de la fleur.

Nous ne parlerons ici que de l'androcée et du périanthe ; la partie femelle de la fleur, qui a suscité les plus vives controverses, croyons-nous, parce qu'elle est

morphologiquement la plus contractée, sera considérée dans des publications ultérieures.

1. — L'androcée.

A peu près en même temps, vers 1942, plusieurs savants, P. BERTRAND et DEHAY, L. EMBERGER, Carl L. WILSON, reprenant une idée de O. LIGNIER tombée dans l'oubli, émettaient une théorie relative à l'origine de l'étamine. A quelques détails près ces chercheurs arrivaient tous aux mêmes conclusions. L'étamine des Angiospermes n'est pas un organe simple. La loge pollinique de l'étamine des Angiospermes est homologue du microsporangie des Gymnospermes ou des autres végétaux vasculaires. L'union des quatre

loges donne le synange staminal des Angiospermes. Celui-ci est donc, à l'origine, un système dichotomique plus ou moins ramifié, contracté et foliarisé. Certains auteurs n'admettent pas cette théorie ; L. PLANTEFOL, notamment, pense que « les étamines sont des émergences *sui generis* dont le caractère sporogène est essentiel ».

Nous allons apporter quelques arguments supplémentaires en faveur de l'opinion des auteurs partisans de la première théorie. Ensuite, nous examinerons certaines des questions que soulève la valeur de l'androcée, dans le cadre du plan floral.

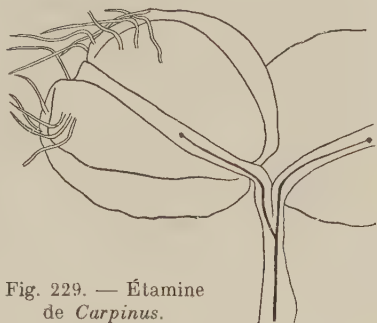


Fig. 229. — Étamine de *Carpinus*.

1° Les étamines bifurquées. — Comme le soulignait avec raison P. BERTRAND, un état composé de 4 sporanges, groupés par deux, à l'extrémité d'une fourche dichotomique, tel qu'on le rencontre chez des végétaux anciens, constitue un dispositif comparable à celui qui nous est offert, chez les végétaux vivants, par les étamines bifides des Bétulacées (*Corylus*, *Carpinus*, *Betula*) et de *Tilia ulmifolia* Scop. Il suffit de comparer une double fourche dichotomique sporangifère de *Rhynia*, par exemple, avec celle de l'étamine de *Carpinus* (fig. 229) ou de certains Tilleuls (*Tilia mongolica* Maxim. — fig. 230), pour se rendre compte de leur homologie. Ces étamines bifides sont assez fréquentes ; on en trouve, en particulier, chez certaines Euphorbiacées, telle *Monotaxis linifolia*. Dans cette fleur, construite



Fig. 230. — Étamine de *Tilia mongolica*.

suivant le plan classique des Dicotylédones, les étamines sont « bifurquées », chaque branche portant 2 sacs polliniques étroitement accolés (fig. 231).

Le filet de ces étamines est vascularisé jusqu'au niveau de la bifurcation, puis, au delà, les vaisseaux font place à des trachéides courtes, trapues, certaines orientées dans le sens de la vascularisation principale ; d'autres, au contraire, orientées vers les branches de la fourche. Dans certains cas, une de ces cellules peut même se trouver dans la branche fertile. Elle y prend un aspect qui rappelle beaucoup le tissu de transfusion que



Fig. 231. — Étamines de *Monotaxis linifolia*.

l'on observe, par exemple, chez les Cycadales. Cette étamine fourchue rappelle beaucoup des structures qu'on connaît chez les végétaux anciens, et plus particulièrement chez *Calamophyton* (fig. 232). Cependant, chez cette Articulée, il n'y a que 2 sporanges, au lieu de 4 chez *Monotaxis*. L'étamine de *Monotaxis*, par sa bifurcation, trahit l'origine de l'étamine des Angiospermes. Elle représente un début de contraction d'une double fourche dichotomique, puisque les sacs polliniques ne sont plus isolés, comme c'est le cas chez des végétaux archaïques, mais groupés en synanges bisporangées, comme cela a été constaté, d'ailleurs, mais exceptionnellement, chez les *Rhynia*.



Fig. 232. —
Feuilles fertiles de *Calamophyton*.
(D'après
KRAÜSEL et
WEYLAND.)

2^o Les connectifs appendiculés. — G. GAUDAN a attiré l'attention sur le fait qu'un appendice du connectif surmontant les anthères est très fréquent chez les Angiospermes: « Ces anthères ne sont pas terminales, mais subterminales sur la sporophylle... Ces prolongements du connectif s'inscrivent en faux contre la théorie du télome. » Et cet auteur invoque les travaux de PARKIN et de VAN DER PIJL.

La présence du connectif, à notre avis, n'infirme pas la théorie télomique. Des étamines à connectif peuvent parfaitement représenter, à l'origine, un système dichotomique ramifié, car le connectif n'est pas forcément un reliquat de structure archaïque, loin de là. Il peut être une acquisition récente, comme beaucoup de détails dans les fleurs modernes.



Fig. 233. — *Hyenia elegans*. (D'après
KRAÜSEL et
WEYLAND.)

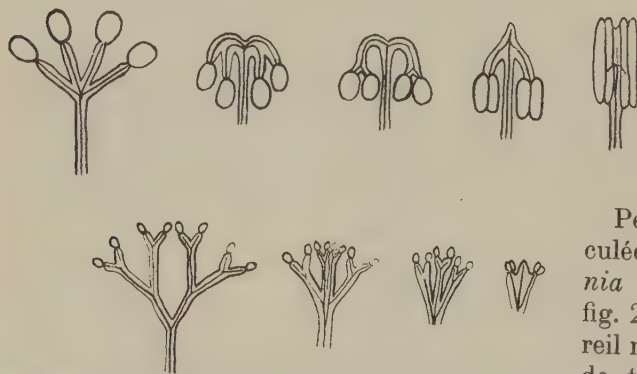


Fig. 234. — L'origine des étamines des Angiospermes.
(D'après WILSON.)

On peut aussi supposer que certaines étamines ont pu être formées avec le concours de télomes fertiles et de télomes stériles.

Pensons à certaines Articulées paléozoïques (*Hyenia elegans*, par exemple, fig. 233) qui ont leur appareil reproducteur constitué de télomes fertiles et de télomes stériles.

WILSON a admis, pour certaines étamines, une origine avec la participation d'un nombre de télomes supérieur à 4 (fig. 234). Les fascicules staminaux de Ricin appartiennent, peut-être, à cette catégorie. Le pédoncule staminal, de structure axiale, porte des ramifications

ultimes (fig. 235 *a*) à deux paires de sacs polliniques. Ces derniers sont coalescents, comme c'est le cas dans la plupart des anthères d'Angiospermes; entre les deux couples se trouve un prolongement stérile (1), parfois deux (fig. 235 *c*).

Il est intéressant d'en étudier la vascularisation. Dans certains cas, le tissu vasculaire différencié s'arrête au niveau de la division du filet staminal; dans d'autres (fig. 235 *b*), il se continue dans une partie relativement importante de l'appendice stérile. Parfois, encore, on trouve des branches vasculaires qui se dirigent dans les branches fertiles de l'ensemble (fig. 235 *a*). Ces indications anatomiques nous semblent être, également, une confirmation de la composition multitélomique de l'ensemble qui compose l'arbuscule staminal.

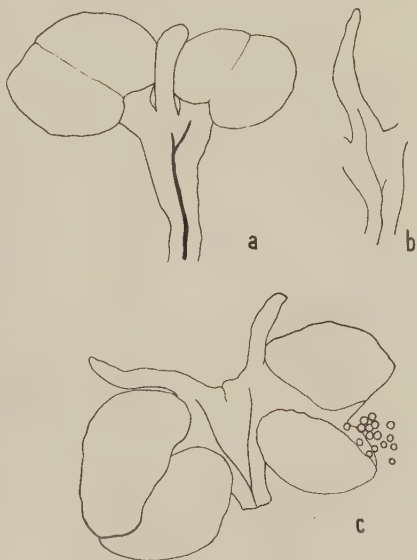


Fig. 235. — *Ricinus communis*.

a, pédoncule staminal normal à deux paires de sacs polliniques et présentant un prolongement stérile non vascularisé; *b*, le prolongement stérile du connectif est vascularisé; *c*, étamine à deux prolongements stériles.

3° L'étamine de *Tetrorchidium*. —

Un autre cas intéressant d'étamines est fourni par la fleur mâle de *Tetrorchidium didymostemon* Pax. et K. Hoffm., que nous avons eu la bonne fortune de récolter en Côte-d'Ivoire. L'inflorescence de *Tetrorchidium* est un épi de petites cymes bipares qui souvent passent à des cymes unipares (fig. 236 *a*). L'ensemble est très contracté, toutes les fleurs étant subsessiles sur l'axe de l'épi. Les fleurs présentent un périanthe simple de 3 pièces (fig. 236 *b*), et à l'intérieur de ces 3 pièces (*p*) sont

les organes mâles. Ceux-ci sont très curieux et ont une structure très rare, sinon unique, chez les Angiospermes. En effet, il serait vain de rechercher, ici, une étamine constituée suivant le type classique. En face de chaque pièce du périanthe, il y a 4 masses globuleuses (fig. 236 *b*) dont chacune (*sp*) représente un seul sac contenant des grains de pollen. L'ensemble de 4 sacs correspond à une étamine, sans filet, avec sacs polliniques complètement libres, comme dans la plupart des Ptéridophytes. De plus, ces sacs polliniques, véritables sporanges (fig. 236 *e*), contrairement à ce que l'on trouve dans l'étamine normale des Angiospermes, ne sont pas pourvus d'une assise mécanique continue, mais, sur le dos, d'un anneau de déhiscence (*ad*). Les 4 sacs polliniques sont divisés en deux groupes, adossés 2 à 2 par les anneaux de déhiscence (fig. 236 *d*).

(1) Notons que l'existence de ce prolongement stérile a été niée par BAILLON. Nous l'avons pourtant observé chez tous les *Ricinus* de l'herbier de l'Institut de Botanique de Montpellier.

Cette assise mécanique, qui ressemble tant à celle des Fougères, appartient néanmoins à l'endothécium, comme chez la presque totalité des Angiospermes (fig. 236 f).

Ces étamines, très curieuses, sont de véritables petits sores tétrasporangés. On ne peut pas manquer d'être frappé par leur ressemblance avec des sporophylles de végétaux anciens, par exemple de *Tingia* ou *Tingiotachya*

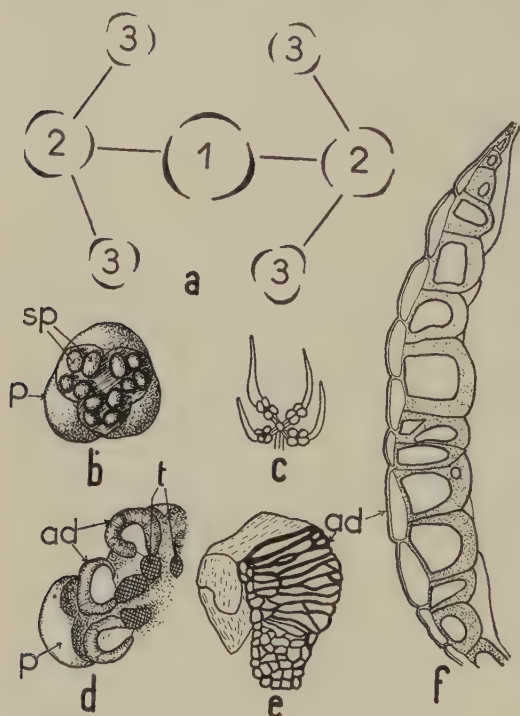


Fig. 236. — *Tetrorchidium didymostemon*.

a, diagramme de l'inflorescence mâle ; b, une fleur mâle vue de face ; d, schéma montrant la position des sacs polliniques et de leurs anneaux de déhiscence ; e, un sac pollinique isolé ; f, coupe à travers l'anneau de déhiscence, montrant l'endothécium renforcé.

Tingia.

c, ensemble reproducteur. (D'après KON'NO.)

(sp, sac pollinique ; p, pièce du périanthe ; ad, anneau de déhiscence ; t, trace d'insertion de sacs polliniques enlevés.)

(fig. 236 c), portant, sur leur face supérieure, un synange tétraloculaire subsessile. Un cordon vasculaire relie les synanges à l'axe ; le cordon vasculaire est probablement celui du synange, car on n'a pas vu de nervure médiane dans les feuilles de *Tingia*. Il est une émanation du cordon caulinaire et représente un sporangiophore noyé dans la masse de la bractée sous-jacente.

Il en est de même chez *Tetrorchidium*, sauf que les bractées sous-jacentes, ici tépales, sont vascularisées et que les sporanges-sacs polliniques ne sont pas reliés en synanges, mais sont libres et s'ouvrent au moyen d'un anneau de déhiscence fourni par l'endothécium.

Comme on le voit, l'ensemble des caractères de la fleur mâle de cette Euphorbiacée africaine est très archaïque.

4^o L'étamine de *Datura*.

— Lors de notre séjour en Côte-d'Ivoire, nous avons été

amené à étudier des fleurs de *Datura* (1) qui nous avaient frappé par la forme singulière de leurs étamines. Certaines d'entre elles présentaient, outre les 4 sacs polliniques, une petite foliole pétaloïde (fig. 237 a). Dans d'autres fleurs, l'une des 5 étamines portait au bout d'un filet normal 12 sacs polliniques, plus ou moins soudés à la base, mais libres

(1) Il s'agissait, très vraisemblablement, d'une variété horticoles de *Datura Metel* L.

au sommet (fig. 237 *b*). Ces anthères étaient disposées non pas dans un seul plan, mais, au contraire, étaient distribuées dans l'espace, rappelant un peu la disposition de 3 étamines dans une fleur ou l'étamine des *Cordiaianthus*. Ces faits nous ont incité à examiner l'anatomie des filets staminaux (fig. 238), et nous avons eu la surprise d'y constater une structure caulinare, non foliaire.

Or SATINA et BLAKESLEE ont fait, justement chez *Datura*, de très intéressantes observations, au cours de leurs recherches expérimentales. Après traitement de graines par la colchicine, ces auteurs ont obtenu des pieds de *Datura* présentant des *periclinal chimeras*, les apex de la plante étant constitués par trois zones de cellules facilement repérables, car elles sont formées de cellules à nombres chromosomiques différents. Grâce à cette particularité, ils ont pu déterminer, avec beaucoup d'exactitude, l'origine des diverses pièces florales.

Ils ont abouti à la conclusion que l'ontogénie de l'étamine ressemble beaucoup à celle d'un axe. Cela a suggéré aux auteurs que l'étamine de *Datura* n'est pas une feuille modifiée, mais serait plutôt un axe (*may rather be a reduced axis*).

Ainsi, d'une manière très élégante, ces auteurs corroborent très exactement les conclusions de l'étude anatomique et la morphologie comparée. Ces étamines sont-elles des restes de fleurs très réduites, ou bien sont-elles des ensembles de ramifications caulinaires très contractées ? Il est, nous semble-t-il, impossible de répondre à cette question dans la mesure où nous ne connaissons pas les ancêtres de cette plante. Seules des découvertes paléontologiques

pourraient apporter la solution au problème ; peut-être l'observation de cas tératologiques particulièrement nets pourrait-elle aussi aider à la compréhension de la structure de cette fleur. Quoi qu'il en soit, cet exemple montre que des étamines simples ont donc parfois conservé quelque chose

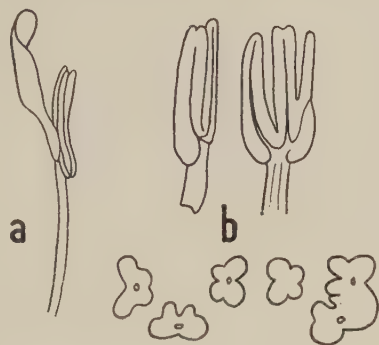


Fig. 237. — *Datura*.

a, étamine munie d'une foliole, en plus des quatre sacs polliniques ; *b*, étamine à douze sacs polliniques plus ou moins soudés les uns aux autres (schéma et coupes à différents niveaux).

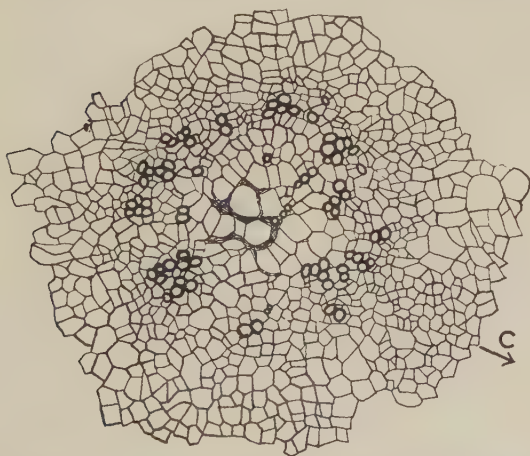


Fig. 238. — *Datura* : anatomie du filet d'une étamine. La flèche montre la direction du centre (*c*) de la fleur.

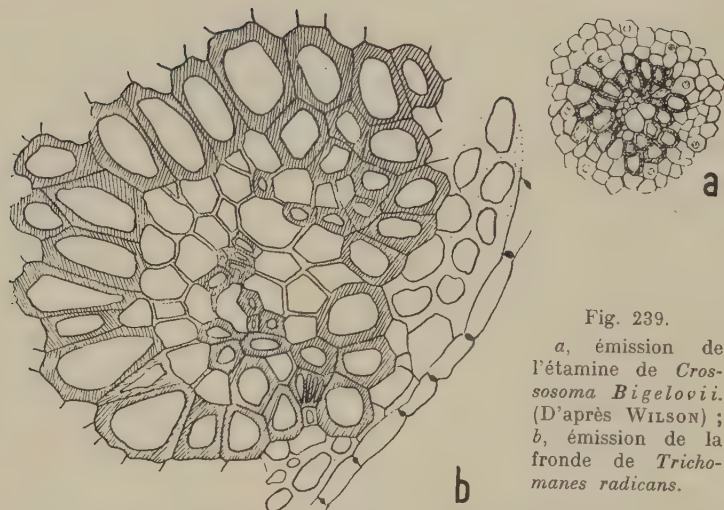


Fig. 239.

a, émission de l'étamine de *Crossosoma Bigelovii*. (D'après WILSON); b, émission de la fronde de *Trichomanes radicans*.

de l'état caulinaire primitif. L'étude systématique de l'émission des

étamines fournirait vraisemblablement d'autres exemples.

A ce sujet, nous voulons attirer l'attention sur la structure anatomique à l'émission de l'étamine de *Crossosoma Bigelovii* Wats, décrite par Carl L. WILSON (fig. 239 a), qui a lieu avec une petite siphonostèle, mais avec un début de symétrie bilatérale.

Il est intéressant, à notre avis, [de souligner la ressemblance de cette anatomie avec celle de la fronde de *Trichomanes radicans* à l'émission (fig. 239 b). L. EMBERGER et Mlle Y. PARÈS ont

montré que la fronde

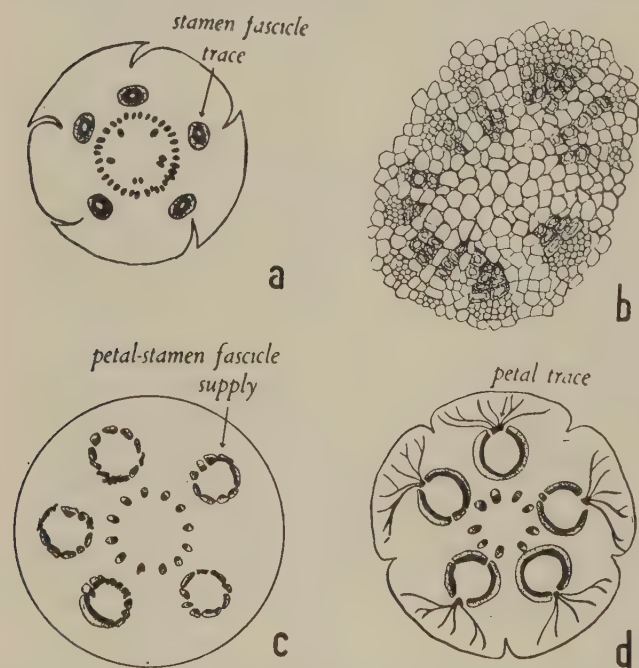


Fig. 240. — Anatomie à symétrie axiale de l'émission de paquets d'étamines.

a, *Cespedesia macrophylla*; b, détail d'une des émissions d'un faisceau staminal de *C. macrophylla*; c, *Symphonia globulifera*; d, *Ouratea Wrightii*. (D'après WILSON.)

de *Trichomanes meoides*, au départ du rhizome, a une structure presque

caulinaire et ne devient foliaire qu'à une certaine distance de l'émission. Nous pensons qu'il en est de même pour l'étamine de *Crossosoma*, dont l'anatomie présente une analogie vraiment frappante avec celle de la fronde de *Trichomanes* à l'émission.

WILSON a fait connaître encore d'autres structures suggestives dans l'androcée de diverses espèces, telles que *Cespedesia macrophylla* Seem. (fig. 240 a et b), *Ouratea Wrightii* (Van Tieghem) Riley (fig. 240 d), *Symphonia globulifera* L. (fig. 240 c). Il pense qu'elles sont indicatrices de l'origine caulinaire de l'étamine — *a primitive dichotomous branch system*.

5° *L'étamine dans le cadre de la fleur.* — Considérons maintenant l'étamine, non pas isolément, mais dans le cadre de la fleur.

L'étude des fleurs mâles d'Euphorbiacées a montré l'existence de processus phylogénétiques (fig. 241) divers et déjà décrits plus haut, abou-

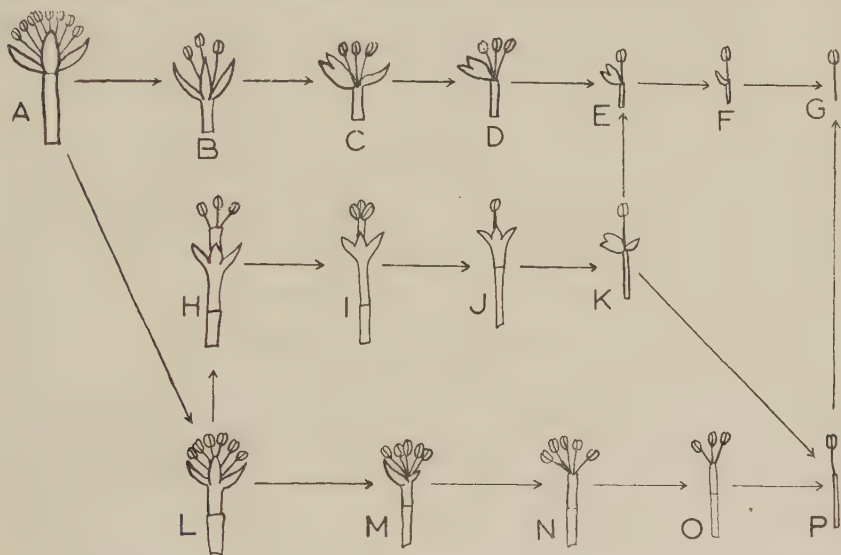


Fig. 241. — Évolution, par diverses voies des fleurs mâles, d'Euphorbiacées. Les schémas représentent des types d'organisation rencontrés chez les espèces suivantes :

A, *Mercurialis annua* ; B, *Sebastiania longispicata* ; C, *Sebastiania Klotzschiana* ; D, E, F, *Gymnanthes lucida* (F, aussi chez *Dalembertia populifera*) ; G, *Gymnanthes hypoleuca* ; H, I, *Maprounea brasiliensis* ; J, *Anthostema Aubryanum* (échantillon étudié par MICHAELIS) ; K, *Anthostema Aubryanum* (échantillon que nous avons examiné) ; L, *Dalechampia Ræzliana* ; M, N, O, *Actinostemon conceptionis* ; P, *Actinostemon concolor*, *Euphorbia*, *Pedilanthus*.

tissant à une fleur unistaminée apérianthée, c'est-à-dire à une étamine ; ces fleurs unistaminées, parfois encore munies d'un périanthe réduit, peuvent, dans certains cas, être réunies dans des états « préfloraux », ainsi que nous l'avons déjà signalé.

Chez les Saururacées, nous avons parfois rencontré au sommet de l'épi d'*Houttuynia*, qui est à l'état préfloral, la présence d'un rameau secondaire réduit à zéro et portant une étamine. Il en est de même, avons-nous

montré, chez les Liliacées, où, à l'aisselle des tépales, se développent de petits axes A_2 très réduits, porteurs d'une étamine.†]

Chez les Malvacées, ces axes secondaires sont plus développés et portent n étamines.

Ne peut-on pas en somme considérer ces fleurs comme de véritables cônes, comparables aux cônes femelles des Gymnospermes ? Suivant les cas, ces fleurs rappelleraient plutôt des cônes de *Lebachia*, *Ernestiodendron*, avec un axe A_2 relativement développé et plus ou moins aplati ; dans d'autres, des cônes de Conifères actuels dans lesquels A_2 est réduit à zéro.

Nous avons vu plus haut que, chez *Datura* et sans doute d'autres fleurs, l'étamine constitue elle-même un axe secondaire.

Dans les structures préflorales, les étamines peuvent être portées par des axes secondaires développés à l'aisselle de pièces du périanthe.

Si c'est exact, il en résulte une explication nouvelle de certains plans floraux. Il n'est pas étonnant, en particulier, que les hélices foliaires, de l'axe principal de la fleur, semblent être interrompues au niveau de l'androcée, puisque les étamines ne font pas partie du système foliaire de cet axe.

Il est clair aussi que les axes secondaires peuvent porter un nombre plus ou moins grand d'étamines, ce qui se traduit, dans la fleur, par l'apparition d'étamines supplémentaires ou l'avortement d'étamines « normales », sans autre modification du plan floral.

2. — Les pièces du périanthe.

Nous avons pu, au cours de notre étude, donner quelques indications sur l'origine probable du périanthe. Celui-ci est ébauché chez les Gymnospermes et Préphanérogames, dans le chaton mâle de *Ginkyo* et le cône mâle de *Cryptomeria*, mieux différencié dans le cône mâle de *Taxus* et l'ensemble hermaphrodite des Bennettiales. Dans ces cas, ce sont les feuilles de l'axe floral, précédant l'androcée, qui sont stériles et plus ou moins modifiées.

Pour l'immense majorité des botanistes, les pièces du périanthe sont des feuilles. Des arguments innombrables appuient cette homologation ; nous n'y revenons pas ici. Mais les choses se compliquent quand il s'agit de préciser les notions de calice et de corolle, de sépales et de pétales. Quelles limites précises assigner à ces termes ? Outre la coloration, la vie brève, la structure générale particulière des pétales, les auteurs qui font porter l'accent sur l'anatomie constatent que les pétales reçoivent, en général, trois traces vasculaires, et les sépales, habituellement une seule. Pour certains ontogénistes, la différence entre pétales et sépales est marquée par le fait que les sépales apparaissent successivement sur le réceptacle, les pétales apparaissant simultanément.

PLANTEFOL, s'appuyant, lui aussi, sur l'ontogénie de la fleur et, en outre,

sur des considérations phyllotaxiques, propose la définition suivante : « J'appellerai sépale toute pièce, colorée ou non, qui, présentant des caractères végétatifs — c'est-à-dire ne portant pas normalement de sacs polliniques ou d'ovules, — sera liée, par les règles des hélices foliaires, à la partie végétative de la plante.

» J'appellerai pétale toute pièce qui, colorée ou non, mais présentant des caractères végétatifs, naîtra au voisinage de l'extrémité des hélices foliaires, suivant des règles différentes de celles qui définissent les hélices foliaires. »

Cet auteur précise, ailleurs, un certain nombre de caractères propres aux pétales ; nous en parlerons au cours de la discussion que nous abordons maintenant.

1^o L'origine du périanthe au travers des états préfloraux. — *a.* LES LILIACÉES. — Les observations que nous avons faites chez les Liliacées, et auxquelles nous renvoyons le lecteur (p. 137), montrent que les pièces du périanthe peuvent être des bractées modifiées d'axes secondaires réduits, ne portant qu'une feuille, l'étamine.

Dans cette famille, généralement, les ébauches des pièces des deux cycles apparaissent successivement sur le réceptacle floral.

Chez *Asphodelus creticus*, *Alstræmeria versicolor*, *Gladiolus communis*, chez toutes les Comélinacées, chez *Tamus communis*, *Butomus umbellatus*, *Alisma Plantago*, au contraire, PAYER signale, cependant, que les ébauches des pièces du cycle externe apparaissent successivement, alors que celles du cycle interne apparaissent simultanément.

Nous pensons que ces indications de l'ontogénie, jointes aux autres caractères, indiquent, chez ces plantes, un début de différenciation, en calice et en corolle, des deux cycles du périanthe qui, pourtant, présentent encore une morphologie générale identique.

Ce début de différenciation peut se traduire par un comportement biologique différent. Ainsi, GAVAUDAN et M^{lle} G. DEBRAUX, lors de l'étude des réactions des pièces florales de *Lilium candidum* L., cultivées en milieu aseptique, ont pu constater que les sépales internes, contrairement à ceux du cycle externe, forment seuls des bulbilles de deux types.

Dans d'autres cas, enfin, le début de la différenciation est d'ordre anatomique. On sait, en effet, que, chez les Monocotylédones en général, les pièces du cycle externe et du cycle interne ont le même nombre de traces vasculaires. Cependant, dans quelques cas, chez *Urginea*, par exemple, les pièces du cycle externe reçoivent cinq traces vasculaires, alors que celles du cycle interne n'en reçoivent que trois.

Ces quelques faits sont, à notre avis, les indices d'une différenciation plus ou moins poussée en calice et en corolle.

* * *

Il existe d'autres exemples de fleurs dont le périanthe tire son origine de la transformation de bractées d'axes secondaires.

Nous avons parlé, plus haut, de la fleur des Malvacées, dont la corolle a une telle origine. L'étude de l'épi des Saururacées apporte encore un complément de justification à une telle interprétation. Nous avons pu trouver, dans cette inflorescence, des fleurs unistaminées portées par un axe très court, parfois réduit à zéro. De telles fleurs peuvent être axillées, comme c'est le cas chez *Anemiopsis californica*, par des bractées ressemblant beaucoup, comme nous l'avons vu, à un pétale à onglet. Il en est de même de certains états préfloraux décrits plus haut, chez les Urticacées, où le périanthe tire manifestement son origine des bractées des fleurs élémentaires, et chez les Euphorbes, où il prend naissance à partir des bractées d'inflorescences de fleurs mâles unistaminées.

b. LES NYCTAGINACÉES. — Ces observations jettent un jour nouveau sur la valeur du périanthe des Nyctaginacées, où la distinction entre l'involucre de bractées et le calice est très difficile à établir, ainsi que l'a souligné, récemment encore, A. ARBER. « L'involucre, incluant un groupe de fleurs, chez *Mirabilis multiflora* A. Gray, correspond exactement à la structure qui serait regardée comme calice chez *M. Jalapa* L., si cette espèce était la seule connue de la famille. »

BAILLON a étudié plus spécialement les genres *Nyctago* et *Oxybaphus*. Les fleurs, du premier genre, sont munies de deux enveloppes, comme c'est le cas chez *Mirabilis Jalapa*, alors que les fleurs des espèces du deuxième genre présentent des fleurs secondaires à l'aisselle de feuilles involucreales de la fleur centrale.

Dans ces exemples, le caractère insuffisamment contracté de la fleur est souligné par le fait de l'existence fréquente d'axes secondaires développés à l'aisselle des pièces du périanthe externe. Ce phénomène peut aussi être observé, mais alors exceptionnellement, dans des fleurs où la nature calicinale des pièces ne peut être mise en doute, par exemple chez *Cytinus Hypocistis* L.

c. LES RENONCULACÉES. — Le périanthe des Renonculacées a souvent attiré l'attention des chercheurs. Récemment L. PLANTEFOL a donné son avis sur les fleurs de la tribu des *Anemoneæ*. D'après cet auteur, ces fleurs ont un « périanthe unique », considéré « comme calice pétaloïde ». Il précise : « La structure florale est l'une des plus simples qui soient, sans doute aussi des plus primitives. » Après une étude détaillée de la phyllostaxie des pièces florales, il constate que « les hélices foliaires se prolongent dans un premier étage de la fleur ». Par contre, « les hélices foliaires ne sauraient mener, en maintenant leurs règles de fonctionnement, à la réalisation des nombreuses pièces de la fleur double ». Ces pièces sont pourtant « apparemment analogues aux précédentes, mais leur disposition est différente ». « Ces pièces supplémentaires, conclut-il, n'ont pas les caractères des sépales. »

Il nous semble que, dans son étude, L. PLANTEFOL n'a pas tenu assez compte de deux faits : d'abord, de la présence d'un involucre au-dessous du « calice » de ces fleurs; ensuite, du caractère d'archaïsme de ces dernières, reconnu par lui.

Le périanthe est-il calice ou corolle ? A notre avis c'est une corolle, tandis que l'involucre de pièces vertes foliaires, plus ou moins modifiées, situées plus ou moins au-dessous de la fleur, est un calice.

Chez *Ficaria verna* Huds., ces pièces « involucreales », au lieu d'être séparées des pièces colorées par un intervalle, sont étroitement accolées à celles-ci. Une étude anatomique faite par A. E. CHESTERS a montré l'homologie de cet « involucre » avec celui des Anémones, où il peut être exceptionnellement accolé aux pièces colorées, par exemple chez *A. rubra* Link. Une Anémone horticole, que nous devons à l'obligeance de M^{me} P. Monnier, présentait une quatrième pièce (fig. 242) ajoutée à l'involucre habituel ; mais, au lieu d'être verte, laciniée, elle était exactement identique à une des pièces colorées normales du périanthe. Comme celles-ci, elle était rouge vif et présentait, à sa base, une plage blanche ; la seule différence était sa taille relativement plus grande.

Chez une autre Renonculacée, *Nigella Damascena* L., nous avons pu observer des stades intermédiaires montrant la continuité entre l'involucre et les pièces colorées du périanthe. On sait que, dans cette espèce, les feuilles de l'involucre sont laciniées (fig. 243 a) ; elles sont identiques aux feuilles de la partie végétative de la plante ; les pièces du périanthe sont colorées en bleu et sont entières (fig. 243 b). Nous avons trouvé quelquefois des pièces laciniées, mais à un degré moindre que celles de l'involucre, à segments plus larges et plus ou moins soudés (fig. 243 c). De plus, l'ensemble était coloré de la même façon que les pièces périanthaires proprement dites ; seules les extrémités des segments étaient vertes, comme les segments des feuilles végétatives.

Ces constatations nous ont conduit à la conclusion que nous avons formulée.

On peut objecter que cette corolle est extraordinaire, puisque les pièces qui la constituent apparaissent successivement au cours de l'ontogénie, ce qui est, le plus souvent, l'apanage du calice. Mais la corolle des Anémones n'est pas la seule dans ce cas ; PAYER signale l'apparition successive des pièces de la corolle chez *Ternstroemia* et quelques espèces du même groupe. Or les fleurs des Anémones, des Renonculacées signalées plus haut et des Ternstroemiacées sont indiscutablement archaïques ; en d'autres termes, elles ne sont pas encore complètement « contractées ». On y trouve



Fig. 242. — Anémone horticole ; remarquer la pièce pétaloïde constitutive de l'involucre avec trois feuilles vertes laciniées.

l'annonce de ce que sera l'organisation normale de la fleur évoluée de ces plantes : périanthe bicyclique, à distinction plus ou moins grande du calice, différenciation plus ou moins poussée des pièces de la corolle (coloration, diminution de la surface d'insertion sur le réceptacle), tassement plus ou moins marqué des étages d'organes floraux qu'on rencontre dans les types les plus évolués.

d. **PÉRIANTHE PORTÉ PAR PLUSIEURS AXES.** — Dans les exemples précédents, où la fleur est encore un ensemble insuffisamment contracté, les

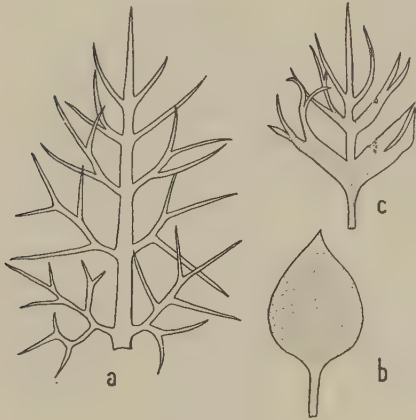


Fig. 243. — *Nigella Damascena*.

a, feuille de l'involucre ; b, feuille pétaloïde du périanthe ; c, feuille intermédiaire entre les deux précédentes.

pièces du périanthe sont portées par l'axe principal de la fleur. Dans certains états préfloraux, elles peuvent être portées en partie par l'axe principal, en partie par des axes secondaires très réduits. L'étude de l'épillet des Graminées, plus spécialement celui d'*Anthoxanthum* et de *Streptochaeta* (voir p. 79), est très suggestive à cet égard : il y apparaît très clairement que les feuilles périanthaires sont portées par deux axes d'ordre différent.

Il en est de même dans la fleur des Crucifères (voir p. 148), où les pétales sont les préfeuilles d'axes secondaires habituellement réduits à des nectaires.

Dans ces cas, il n'est pas étonnant de constater que les diverses pièces du périanthe ne sont pas liées par les règles des hélices foliaires.

2° **Autres origines du périanthe.** — a. **ORIGINE STIPULAIRE.** — Nous avons vu que l'étude détaillée du cyathium des Euphorbes nous a suggéré l'interprétation de la corolle des Dichapétalacées, qui serait d'origine stipulaire, chaque pétale étant formé par l'union des stipules des sépales ; à cette occasion, nous avons rappelé que, déjà, VELENOVSKY avait signalé que certaines parties de la corolle des Gentianes étaient formées de stipules ; mais, chez les Gentianacées, ces stipules ne représentent qu'une partie de la corolle, l'autre partie, la plus importante, étant constituée par les feuilles qui portent ces stipules.

b. **ORIGINE STAMINALE.** — Certaines corolles ont une origine staminale. C'est DE CANDOLLE qui, le premier, a découvert ce processus. HALLIER et NAGELI pensent que les pétales de la plupart des Angiospermes sont issus d'étamines. Nous avons pu le constater chez *Laurus nobilis* (voir p. 142) et chez *Argomuellera macrophylla*.

3° **Conclusions sur l'origine du périanthe.** — Il est clair, nous semble-t-il, après l'exposé de ces quelques faits, qu'il serait vain de vouloir trouver

une définition générale des termes de pétales et de sépales. Même dans les fleurs où sépales et pétales sont portés par le même axe, nous avons pu déceler des origines diverses aux pièces de la corolle. Notons que, dans un nombre important de cas, la différenciation en calice et corolle se traduit par une ontogénie différente.

Souvent aussi, l'anatomie diversifie pétales et sépales. En effet, les sépales, en général, reçoivent trois traces vasculaires, et les pétales, habituellement une seule. Cependant il existe des cas où les sépales reçoivent une seule trace ; c'est le cas de *Menispermum* (G. H. SMITH), *Olea* (J. R. KING), *Lycopersicum* (D. C. COOPER), *Echinocystis* (W. L. MILLER), *Primula* (G. HENSLOW), *Hypericum* (L. PLANTEFOL). Inversement, on peut trouver des pétales présentant des faisceaux libéro-ligneux marginaux outre la nervure médiane. C'est ce que l'on observe chez certaines espèces de Wintéracées, Dégénériacées, Goodéniacées, Papavéracées, Théophrastées, Myrsinacées, Primulacées, Cucurbitacées et Solanacées. Chez [*Bærhaavia diffusa* L., les pièces du périanthe reçoivent chacune une trace vasculaire, alors qu'elles en présentent trois chez *B. repanda* (A. C. JOSHI et RAO). Des variations peuvent être enregistrées chez une même espèce : chez certaines Moracées, par exemple, le périanthe de la fleur femelle reçoit trois traces par élément, alors que ceux de la fleur mâle n'en reçoivent qu'une. Il y a plus : dans la même fleur, des différences peuvent être notées : ainsi, les pièces périanthaires de *Caltha palustris* L. reçoivent tantôt 3-2, parfois 1 trace vasculaire (G. H. SMITH).

Des modifications très profondes peuvent masquer la valeur de pièces du périanthe.

Un exemple très instructif, à cet égard, est fourni par le périanthe de *Saraca indica* L., étudié par E. SAUNDERS. Chez cette espèce, il y a un périanthe coloré de 4 pièces que les taxonomistes ont décrit comme sépales, ce qui implique, pour cette Légumineuse, l'avortement de la corolle. En réalité, l'étude de sa vascularisation a montré que le périanthe de cette fleur reçoit 10 faisceaux libéro-ligneux, comme c'est normal chez les Légumineuses. Ces faisceaux sont distribués entre les 4 pièces périanthaires, deux d'entre elles en reçoivent 2, les deux autres, 3. Cette observation montre qu'il n'y a pas d'avortement de pièces dans le périanthe de cette espèce, mais que celles-ci sont transformées, concrecentes. Le calice et la corolle de cette fleur sont présents tous deux, mais ils sont très modifiés. On conçoit que, dans un cas pareil, il soit pratiquement impossible de retrouver, dans le périanthe, la présence d'hélices foliaires.

IV. — PLÉIOMÉRIE ET MÉIOMÉRIE

1. — L'opinion des auteurs.

Nous avons eu l'occasion d'étudier, au cours de nos recherches, l'origine possible de la variation du nombre de pièces florales par rapport au type dit normal : c'est-à-dire de la pléiomérie ou de la méiomérie.

Nombreux sont les auteurs qui ont donné leur point de vue sur l'origine de la pléiomérie. Celle-ci serait due à la fission, au dédoublement des pièces florales, pensent CELANOVSKY et MURBECK, par exemple. Elle est le résultat de l'intercalation de nouveaux organes dans la fleur, estiment GROSS, PAYER, entre autres. D'après GEBEL, c'est l'intercalation de « secteurs » dans le réceptacle floral qui la provoque. A.-P. DE CANDOLLE a émis l'idée que la coalescence de deux ou plusieurs fleurs provoque la pléiomérie. Quant à EICHLER, SCHOUTE, LAM, ils pensent qu'elle est due à une *original variation*.

Nous allons maintenant essayer d'apporter notre contribution à cette étude.

2. — Pléiomérie et méiomérie en rapport avec les états préfloraux.

Dans les pages précédentes nous avons vu que des fleurs ont pu prendre naissance par la réunion de fleurs élémentaires réduites, munies ou non de leurs bractées. Le mécanisme de leur formation a été décrit à plusieurs reprises, chez le *Cephalotaxus* mâle, chez les Saururacées, les Euphorbiacées, les Liliacées, les Malvacées, etc.

Il semble donc que nous soyons autorisé à expliquer la pléiomérie et la méiomérie, dans certains cas, par la participation d'un nombre plus ou moins grand de fleurs élémentaires à la constitution de la « fleur » définitive.

De même, si, comme nous l'admettons, la fleur est composée par un ou plusieurs axes, à développement limité, il n'est pas exclu que certains de ces axes puissent ou bien avorter, ou bien porter un nombre plus élevé de feuilles, ce qui déterminerait soit une méiomérie, soit une pléiomérie. Chez des Crucifères, par exemple, l'augmentation du nombre des pièces peut s'expliquer, parfois, par le développement exagéré des axes secondaires qui portent des feuilles. La présence de « sépalules » que M. CHADEFAUD a signalés chez diverses espèces de cette famille et dont nous avons parlé précédemment s'expliquerait de cette manière.

Chez les Malvacées aussi, la transformation en pétales d'un certain nombre des étamines conduit à une pléiomérie de la corolle liée au fait que les étamines sont portées par des axes secondaires (voir p. 152). C'est un fait analogue que nous avons observé chez *Myrtus communis* L., où des éta-

mines étaient, en plus ou moins grand nombre, transformées en pétales, la transformation portant d'abord sur les étamines les plus basses des axes secondaires.

Il est certain aussi que la physiologie, la nutrition de la plante, ses conditions de vie interviennent dans le déterminisme de la pléiomérie, comme l'ont montré MURBECK, SCHOUTE, etc.

Des faits probants ont été signalés par MURBECK, SCHOUTE et MOTTE chez *Papaver*. Ce dernier auteur a fait des observations sur un peuplement de *Papaver setigerum* D. C., en terrain pauvre, dans les dépendances de l'Institut de Botanique de Montpellier. Nous-même avons eu l'occasion de l'examiner. Dans la portion du peuplement, où le sol était relativement profond, nous avons trouvé des formes pourvues de nombreux pétales (plus de 4), étamines et carpelles ; au fur et à mesure que le sol devenait moins profond, les fleurs étaient de plus en plus réduites, comme le montrent les diagrammes (fig. 244).

La nutrition peut déterminer directement la variation numérique des hélices foliaires et des feuilles qui constituent ces dernières, de même qu'elle peut favoriser, par augmentation de la place disponible et « décontraction », le développement de ramifications secondaires latentes.

Enfin, la connaissance des états pré-floraux permet de mieux comprendre la remarque de MURBECK, que la pléiomérie est plus fréquente dans les radiants épisépales, tandis que la méiomérie, au contraire, se manifeste de préférence dans les radiants épipétales.

Il est notoire, par exemple, que les inflorescences botrytiques sont souvent nettement plus fournies à la base qu'au sommet ; en langage morphologique, cela signifie plus ramifiées et plus feuillées à la base qu'au sommet. Si nous représentons ce fait diagrammatiquement, il se traduira par une complexité plus grande à la périphérie qu'au centre. Si la fleur est, dans bien des cas, une inflorescence très contractée, il est donc normal que la pléiomérie se manifeste, de préférence, à la périphérie, c'est-à-dire dans les radiants épisépales. L'organisation d'une inflorescence s'appauvrissant vers le sommet, il est normal que ce soient les radiants épipétales qui soient frappés, de préférence, par la méiomérie.

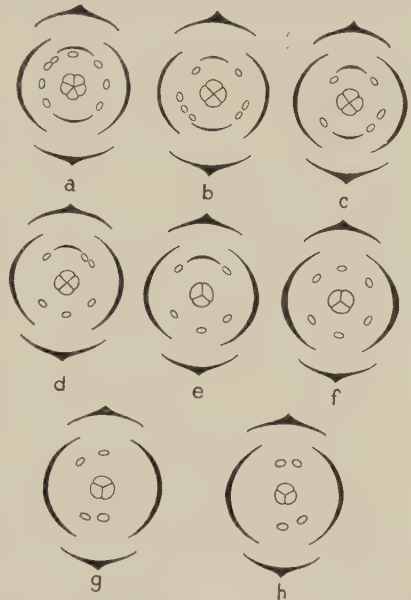


Fig. 244. — *Papaver setigerum* : variation du plan floral en rapport avec la nourriture plus ou moins abondante de la plante.

3. — A propos de méiomérie.

Jusqu'à présent, lorsqu'ils étudiaient la fleur d'une espèce, les morphologistes, à la suite d'EICHLER, se préoccupaient surtout du cas le plus fréquent ; celui-ci est appelé *normal*, les autres étant considérés comme tératologiques. Pour notre part, nous avons essayé d'étudier tous les plans floraux que l'on peut rencontrer dans une espèce déterminée. Nous étions convaincu que l'on doit y trouver, avec l'annonce de structures nouvelles, les restes de structures passées ; qu'un type floral n'est pas forcément

lié à un seul plan, mais peut être divers, comme une sorte de famille par enchainement. Examinons, par exemple, les fleurs de *Cornus mas* L.

On sait que l'inflorescence de cette espèce est composée d'un ensemble très contracté de petites cymes, entouré d'un involucre important, un peu coloré, et qui, dans certaines espèces (*C. florida* L., *C. suecica* L., par exemple), peut devenir pétaloïde. Les fleurs sont densément fixées sur un réceptacle commun. La multiplicité des pédoncules floraux, naissant sur une petite

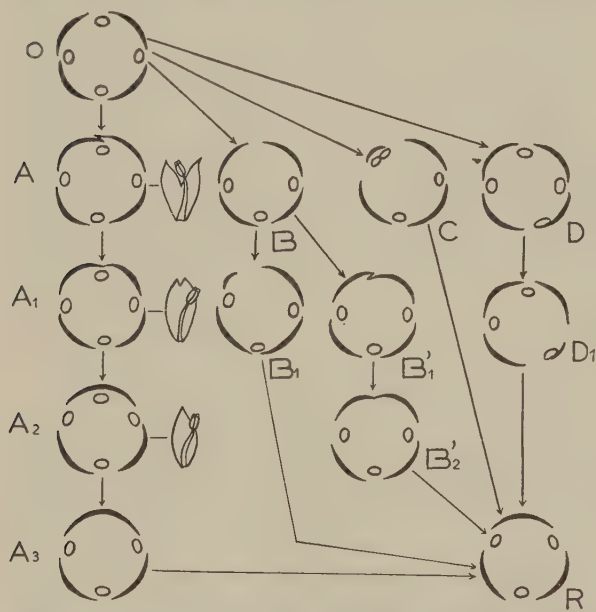


Fig. 245. — *Cornus mas* : divers processus du passage de la fleur tétramère (O) à la fleur trimère (R).

surface, rend très difficile, sinon impossible, l'orientation des diagrammes floraux.

D'une statistique portant sur plusieurs milliers de fleurs, il est ressorti que 78 p. 100 des fleurs sont tétramères, 18 p. 100 sont trimères. Le reste, soit 4 p. 100, représente des fleurs de mérie supérieure ou inférieure, ou bien des fleurs tri- ou tétra-mères présentant des anomalies.

Prenons donc une de ces fleurs tétramères (fig. 245 O) comme point de départ.

Certaines de ces fleurs présentaient une soudure plus ou moins accentuée de 2 pétales (fig. 245 A) ; parfois même les 2 pétales n'en formaient plus qu'un, plus large que les pétales normaux, ou sensiblement identique (fig. 245 A₁).

Au stade A₂, nous avons une fleur à 3 pétales et 4 étamines. Une des

étamines est oppositipétale (1), les 3 autres alternipétales. Que l'étamine oppositipétale avorte, et nous aurons finalement une fleur trimère (fig. 245 *R*). On en trouve assez fréquemment qui ont un pétale plus large que les deux autres (fig. 245 *A*₃). Parfois, devant ce pétale plus important, il y a un staminode, parfois rien.

Mais ce processus d'évolution de la fleur tétramère vers la fleur trimère n'est pas le seul que l'on puisse observer.

Nous en avons découvert plusieurs autres. Dans certains cas, en effet,

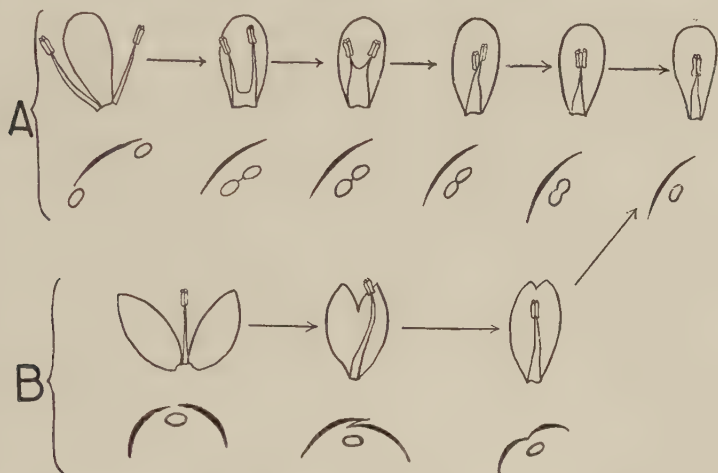


Fig. 246. — *Cornus mas* : les deux origines possibles de la position épipétale de l'étamine : A, par fusion de deux étamines alternipétales ; B, par fusion de deux pétales.

on assiste à l'avortement d'une des étamines (fig. 245 *B*), puis à celui d'un pétale adjacent (fig. 245 *B*₁).

Dans d'autres, une étamine ayant avorté, on assiste à la fusion des 2 pétales adjacents à cette étamine (fig. 245 *B*₁, *B*₂).

On peut aussi assister à la fusion progressive de 2 étamines dont les filets sont d'abord concrets, puis finalement les anthères (2) (fig. 245 *C*, 246 *A*).

Ainsi, on obtient une étamine épipétale. L'ensemble constitué par cette étamine et le pétale correspondant est identique à l'ensemble pétale + étamine que nous avons déjà observé chez les Cornouillers (fig. 245 *A*₂, 246 *B*). Mais ces deux ensembles ne sont pas homologues. L'un est homologue de 2 pétales + 1 étamine ; l'autre, de 2 étamines + 1 pétale. Ce pétale peut avorter, et, s'il avorte, nous arrivons de nouveau à une fleur trimère (fig. 245 *R*).

(1) Nous avons résumé ce processus figure 246 *B*.

(2) Chez *Cornus mas*, nous n'avons pas trouvé un stade intermédiaire que nous avons, par contre, pu observer chez *Cornus sanguinea* L., celui où les anthères fusionnées comportent un nombre de sacs polliniques supérieur à la normale (4). Nous avons vu, en effet, des étamines de *Cornus sanguinea* portant 6 sacs polliniques, provenant manifestement de la fusion des anthères de deux étamines.

Enfin, il arrive qu'une étamine s'unisse de plus en plus étroitement à un pétale adjacent (fig. 245 *D*) et que l'ensemble soit remplacé par une étamine (fig. 245 *D*₁). On a alors une fleur à 3 pétales et 4 étamines. Qu'une étamine avorte comme nous avons pu l'observer, nous arrivons à la fleur trimère (fig. 245 *R*).

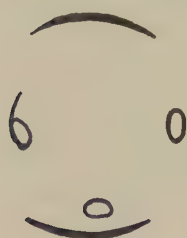


Fig. 247. — *Cornus mas* : fleur tendant vers la dimérie.

Cette étude nous montre déjà un fait intéressant, à notre avis : la multiplicité des chemins qui existent pour passer de la fleur tétramère à la fleur trimère. Et pourtant ces deux fleurs ne diffèrent que par un nombre peu important de pièces. Il résulte de ces observations que les fleurs trimères ne sont pas toutes homologues.

Les phénomènes de condescence et de réduction peuvent même aller plus loin. Ainsi, nous avons pu observer des fleurs tendant vers la dimérie (fig. 247).

Après l'exposé de ces quelques observations, il nous faut justifier la validité du point de départ choisi : la fleur tétramère. Pour cela, nous emploierons une sorte de raisonnement par l'absurde. Envisageons le chemin évolutif inverse, c'est-à-dire à partir de la fleur trimère, en nous rapportant aux schémas de la figure 245.

Pour aboutir à la fleur tétramère, il faudrait faire intervenir d'abord des bipartitions d'organes, soit pétales, soit étamines. Nous avons vu que ce processus n'est pas impossible, puisqu'il est réalisé parfois chez les Graminées. Mais les bipartitions ne sont pas suffisantes ; il faudrait faire intervenir aussi des néoformations d'étamines. Ceci nous semble moins probable. Ainsi donc, il nous paraît que le véritable sens d'évolution est bien celui que nous avons indiqué.



Fig. 248. — *Lonicera Alberti* : diverses voies évolutives de la fleur. (D'après FEDOROV.)

Des phénomènes analogues, interprétés de façon identique à la nôtre, ont été observés par AL. A. FEDOROV chez *Lonicera Alberti* Rgl. (fig. 248),

par L. EMBERGER chez *Colchicum autumnale*, et décrits dans d'autres familles encore.

Ils nous montrent le peu de stabilité que l'on observe dans les structures florales, surtout si, pour une espèce déterminée, on s'adresse à des individus cultivés dans des conditions inhabituelles. Ils nous ont permis, en outre, de préciser l'idée, déjà émise, que des structures apparemment identiques peuvent être le résultat de processus phylogénétiques différents.

4. — La pléiomérie par coalescence de fleurs.

En 1813, DE CANDOLLE émettait l'idée que les fleurs pléiomères étaient le produit de la coalescence de deux ou plusieurs fleurs. Il s'appuyait en cela sur des observations faites chez des fleurs de *Cardamine hirsuta*, dans lesquelles certaines des étamines étaient remplacées par des fleurs. Nous n'avons pas encore eu la chance, malgré nos recherches, de rencontrer de telles fleurs, pour nous faire une idée personnelle de leur structure. Nous nous sommes déjà prononcé sur ce cas.

Mais pouvons-nous rejeter pour autant l'hypothèse de DE CANDOLLE ? VELENOVSKY a pu observer chez *Lonicera Alberti* Reg. (fig. 249) les faits suivants : la fleur terminale du dichasium ne se développe pas et les deux latérales se fusionnent au-dessus du cône végétatif terminal abortif formant soit 2 fleurs soudées, soit 1 fleur pléiomère.

SCHOUTE, bien qu'il ait observé six fois des fleurs manifestement soudées chez le *Lythrum* qu'il a étudié très en détail, estime que les fleurs pléiomères ne peuvent pas provenir de la soudure intime de 2 fleurs. En effet, seulement deux de ces groupes de fleurs avaient un gynécée simple, les autres en présentaient 2 ou 3, en coupe transversale.

Les groupes de 2 fleurs étaient sous-tendus par 1 bractée simple. Dans deux cas, trois groupes en présentaient 2, un groupe en avait 3. Eu égard à la

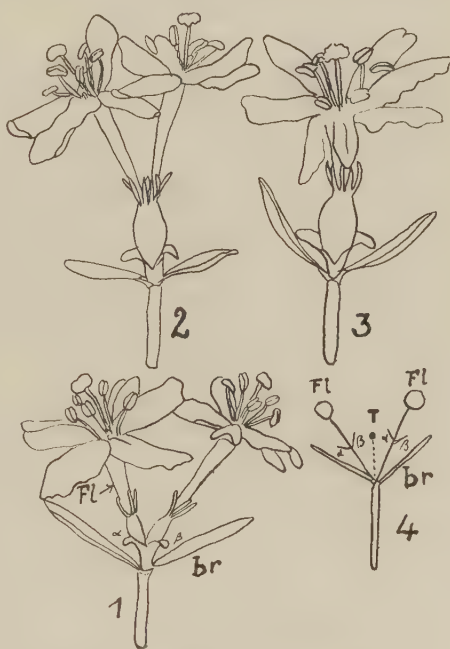


Fig. 249. — *Lonicera Alberti* : origine de la pléiomérie. (D'après VELENOVSKY.)

1, inflorescence en cyme biflore (Fl, fleur ; br, bractée florale) dont la fleur terminale T est avortée ; 2, les deux fleurs ont leur gynécée concrescent ; 3, la soudure complète des fleurs aboutit à la fleur pléiomère ; 4, schéma de l'inflorescence figurée en 1.

différence marquée entre ces groupes de fleurs soudées et les fleurs normales, il exclut l'idée que les fleurs normalement pléiomères puissent être le résultat d'une coalescence. L'auteur pense que la pléiomérie est due à une *meristic variation*.

Ce que nous avons exposé au début de ce chapitre, en considérant la pléiomérie et la méiomérie par rapport aux états préfloraux, confirme l'opinion de DE CANDOLLE et de VELENOVSKY, en ce sens qu'il y est question de la réunion d'un nombre plus ou moins grand de fleurs élémentaires, réduites, pour constituer l'état final, pléiomère.

Dans d'autres cas, la pléiomérie a réellement son origine dans la coalescence de fleurs normales, suivie de phénomènes de réduction. Certains sont bien connus et aboutissent à des fruits doubles (prune, abricot, cerise, pomme, banane, etc.) ; chez *Corylus Avellana* L., WORSDELL signale l'existence de fruits tricarpellés, en forme de pyramides triangulaires,

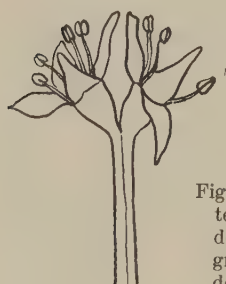


Fig. 250. — *Cornus mas* : une fleur tétramère et une fleur trimère soudées par leurs pédicelles ; le diagramme permet de voir l'orientation de ces deux fleurs l'une par rapport à l'autre.



ayant cette origine. La tomate présente un intérêt particulier, parce que ce phénomène est fixé dans la descendance des espèces horticoles.

Nous allons exposer, maintenant, quelques observations personnelles.

1^o *Cornus mas*. — Nous avons déjà signalé, plus

haut, l'extrême polymorphisme que nous avons observé chez les fleurs d'un *Cornus mas* et étudié, chez cette espèce, les phénomènes de réduction et de concrescence à l'intérieur de la fleur aboutissant à des fleurs méiomères. Nous allons voir maintenant qu'à l'intérieur de l'inflorescence d'autres phénomènes, non moins intéressants, sont à observer.

La disposition très dense des fleurs dans l'inflorescence a une conséquence morphologique importante, en ce sens qu'elle favorise leur coalescence. Cette coalescence peut être plus ou moins profonde. On peut trouver, par



Fig. 251. — *Cornus mas* : deux fleurs soudées jusqu'à l'ovaire ; les périanthes respectifs sont encore séparés.



exemple, 2 fleurs de l'inflorescence soudées par la base de leurs pédicelles. Deux pédicelles floraux peuvent être entièrement cohérents, les deux fleurs correspondantes étant libres (fig. 250).

La coalescence peut être plus poussée, les 2 ovaires étant soudés, seules les diverses parties du périanthe étant séparées (fig. 251). L'union peut

être encore plus complète, les périanthes eux-mêmes devenant coalescents. C'est ainsi que nous avons figuré (fig. 252) deux fleurs dont le périanthe est presque commun; les disques et les stigmates ne sont pas unis. Dans l'intervalle séparant les disques, on remarque la présence d'une étamine.

Dans la figure 253, cette étamine est véritablement coincée entre les disques des deux fleurs du complexe.

La figure 254 reproduit des ensembles dans lesquels les disques sont soudés, les stigmates étant encore séparés. Que la coalescence s'accroisse, et on n'a plus qu'un seul style (fig. 255). Une coupe de l'ovaire montre qu'il y a 4 carpelles. Finalement, on a une fleur présentant un gynécée bicarpellé par réduction du nombre des carpelles.

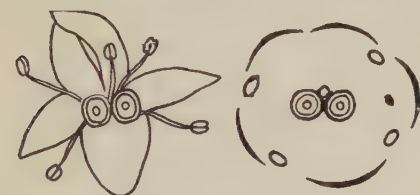


Fig. 253. — *Cornus mas* : deux fleurs soudées à péricarpe commun et à disques adjacents, coinçant une étamine.

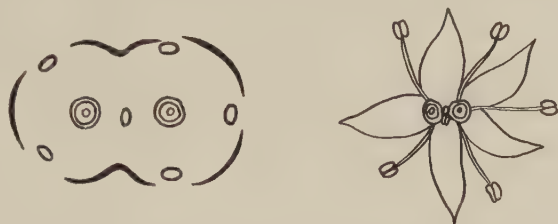


Fig. 252. — *Cornus mas* : deux fleurs soudées à péricarpe unique; les disques et les stigmates ne sont pas soudés.

gynécée bicarpellé. Mais, de plus, il y a à l'intérieur du disque une étamine sessile.

Quant à la fleur 256 c, elle est régulière, pentamère, et pourrait très bien

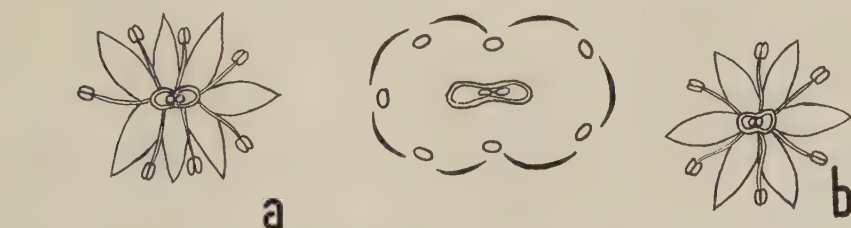


Fig. 254. — *Cornus mas* : deux fleurs soudées à péricarpe, androcée et disque communs; les deux stigmates sont encore distincts.

a, ensemble heptamère; b, ensemble hexamère.

être prise pour une fleur ordinaire s'il n'y avait une légère échancrure dans le disque et si, de plus, dans l'intérieur de celui-ci, on n'observait une étamine.

L'observation de cette fleur fait penser que le processus peut aller plus loin. Nous avons, en effet, observé des fleurs pentamères ou hexamères régulières, ne présentant qu'un seul style, mais dont l'ovaire est constitué de 4 carpelles. Enfin, dernier stade : une fleur hexamère présentant, outre un périanthe et un androcée régulièrement isomère et en alternance, un gynécée unique composé de 2 carpelles.

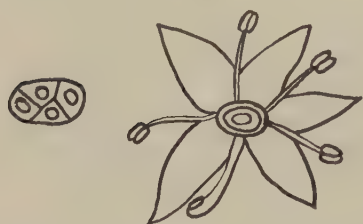


Fig. 255. — *Cornus mas* : les organes des deux fleurs soudées sont communs, sauf les carpelles, encore au nombre de quatre.

Ces faits appellent quelque attention. Il est clair, nous semble-t-il, qu'il s'agit, dans tous les cas décrits, de la fusion plus ou moins prononcée des jeunes ébauches florales. Cette fusion, dans le cas précis, aboutit à la formation d'une fleur pléiomère dont la nature serait difficile à établir si des stades de coalescence, plus ou moins poussés, n'avaient pu être observés.

Continuons nos investigations chez *Cornus mas*.

Nous avons indiqué, au début de cette étude, que, du fait de la contraction exceptionnelle de l'inflorescence et de l'avortement des bractées florales, il était très difficile, sinon impossible, d'orienter les divers diagrammes floraux. Il est donc très difficile de situer dans l'inflorescence les ébauches florales qui deviennent coalescentes.

Nous pensons cependant qu'étant donné l'extrême contraction de l'inflorescence, les coalescences peuvent avoir lieu entre

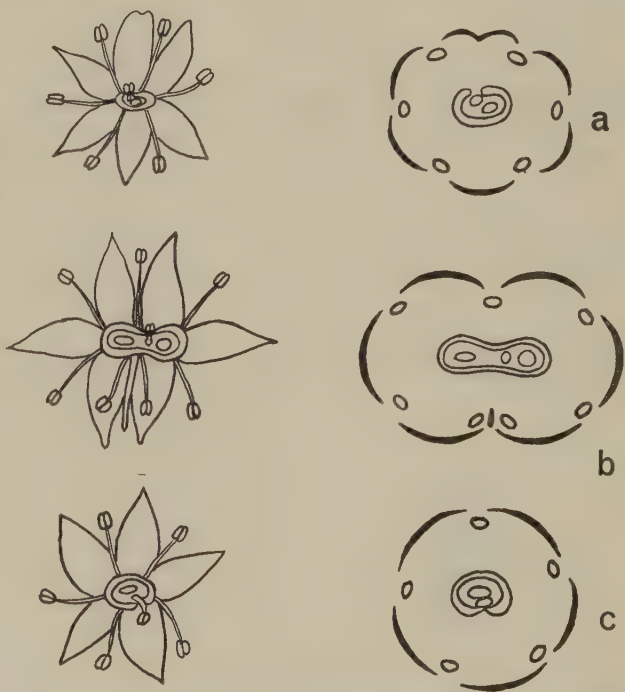


Fig. 256. — *Cornus mas* : stades de la fusion de deux fleurs ; remarquer la présence d'une étamine « enfermée » au centre de l'ensemble à la suite de la fusion des disques.

des ébauches florales qui occupent des rangs divers dans l'inflorescence.

Les différences d'orientation des fleurs dans le complexe biflore apportent une confirmation à cette manière de voir.

Ainsi, prenons le cas, par exemple, de deux fleurs tétramères soudées par leurs pédicelles : la surface de cohérence passe soit par un pétale de chacune des fleurs (fig. 257, I a), soit par une étamine de chacune des

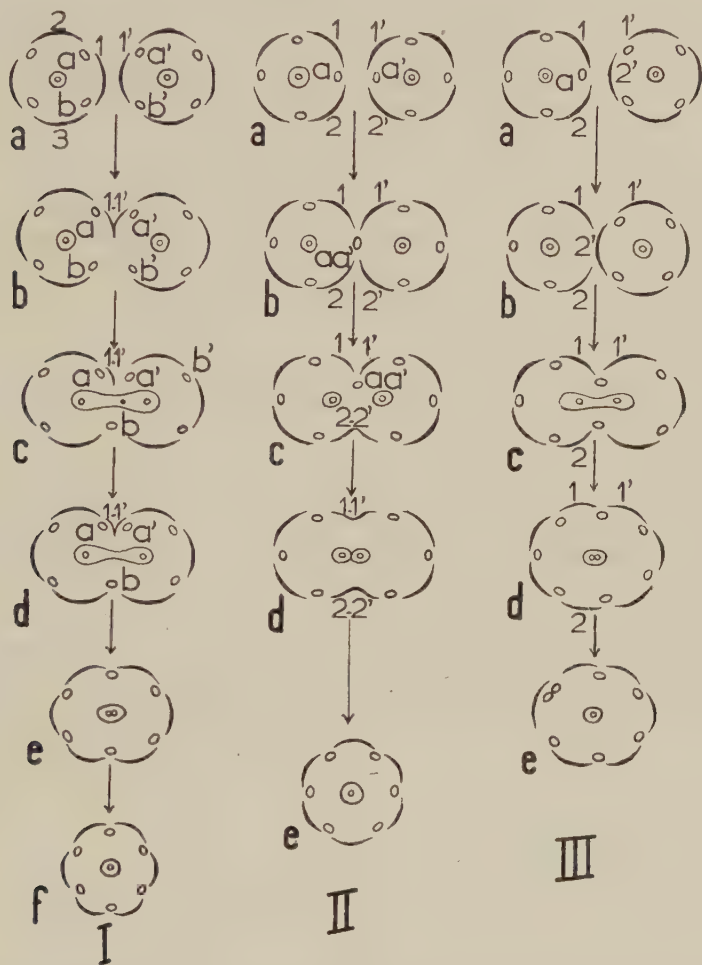


Fig. 257. — *Cornus mas* : divers processus de fusion faisant intervenir deux fleurs tétramères, orientées de façon différente, l'une par rapport à l'autre, suivant les lignées (I, II, III) (explications dans le texte).

(1, 1', 2, 2', pétales ; a, a', b, b', étamines.)

fleurs (fig. 257, II a), soit par un pétale d'une fleur et une étamine de l'autre (fig. 257, III a).

Cette observation montre, nous semble-t-il, que ce sont bien des fleurs appartenant à des niveaux divers de l'inflorescence qui deviennent coalescentes. Nous avons ici un mécanisme différent de celui que VELENOSKY a observé dans *Lonicera*, où ce sont toujours les fleurs n° 2 d'un

dichasium qui s'unissent après l'avortement de la fleur terminale de l'ensemble triflore.

C'est une première conclusion que l'on peut tirer de l'étude de l'inflorescence de *Cornus mas*, avant de continuer l'exposé de nos observations.

Nous venons de signaler l'existence d'au moins trois orientations différentes dans le diagramme du complexe biflore à pédicelles soudés.

Qu'allons-nous obtenir dans chacun des cas si la soudure des ébauches florales est plus ou moins poussée ? C'est ce que nous allons essayer de montrer, en nous appuyant exclusivement sur des observations que nous avons pu faire.

Aucun des diagrammes que nous reproduisons n'est théorique.

Voyons ce qui peut advenir si la coalescence devient de plus en plus intime.

Nous étudierons d'abord le cas où le plan de coalescence passe par un pétale de chaque fleur (fig. 257, I).

Nous assistons d'abord à la concrescence des 2 pétales 1 et 1' (fig. 257, I b), puis les disques fusionnent (fig. 257, I c) et, dans la fusion, entraînent une étamine *b* ou *b'*. Cette étamine disparaît (fig. 257, I d), ainsi que le pétale résultant de la fusion de 1 et 1'; les étamines *a* et *a'* fusionnent, ou, plus souvent, l'une d'elles avorte et en arrive à une fleur à 6 P, 6 E et 2 ovaires encerclés étroitement par le disque unique (fig. 257, I e); finalement, on a une fleur à 6 P, 6 E et 2 C (fig. 257, I f). Évidemment, nous n'avons utilisé que les diagrammes que nous avons pu observer réellement, mais il n'est pas impossible que d'autres cheminements soient possibles. Citons-en un : il pourrait arriver que les deux étamines *b* et *b'* s'unissent pour n'en donner qu'une, au lieu d'être séparées de façon que l'une d'elles soit entraînée par la fusion des disques, puis disparaisse. Nous avons déjà vu, en effet, lorsque nous avons étudié les variations du plan floral de cette espèce, qu'un tel cheminement est possible.

Prenons la position II (fig. 257).

On assiste d'abord à la fusion de deux étamines *a* et *a'* en une seule (fig. 257, II b). Le rapprochement des disques déporte, sur le côté, l'étamine résultant de cette fusion (fig. 257, II c), puis celle-ci disparaît (fig. 257, II d), en même temps que l'on constate la concrescence des pétales 1 et 1', d'une part, 2 et 2', d'autre part. On a donc 6 P, 6 E et 2 ovaires. Ceux-ci s'unissent, et, finalement, on obtient une fleur à 6 P, 6 E et 2 C (fig. 257, II e), c'est-à-dire une fleur qui a même formule florale que celle obtenue dans le cas précédent. Mais, ici, l'orientation du diagramme est différente.

Étudions maintenant ce qui se passe dans le cas de la position III (fig. 257). Nous assistons tout d'abord à la disparition du pétale 2' (fig. 257, III c) et de l'étamine *a*, et à la fusion des disques. A ce moment-là, nous avons une fleur à 7 P, 7 E et 2 ovaires (fig. 257, III d). Nous n'avons pas pu arriver à trouver une fleur présentant 7 P, 7 E et seulement 2 C. Nous avons bien observé une fleur à 7 P, 7 E et 2 C (fig. 257, III e), mais

deux des étamines étaient en train de fusionner, qui donneraient certainement naissance à une seule étamine épipétale suivant un processus déjà observé.

L'examen des résultats obtenus est intéressant en ce sens qu'il nous montre, encore une fois, la diversité des chemins suivis au cours de la phylogénèse, pour aboutir à une même structure, ici, une fleur hexamère. Cependant, dans ce cas précis, l'orientation différente des fleurs hexamères obtenues pourrait permettre d'obtenir une indication et attirer l'attention sur leur origine différente.

*
* *

Mais, nous l'avons vu, il n'y a pas que des fleurs tétramères dans l'inflorescence de *Cornus mas*.

Nous avons observé, en effet, un fort pourcentage de fleurs trimères. Est-ce que les ébauches de ces fleurs trimères ne pourraient pas, elles

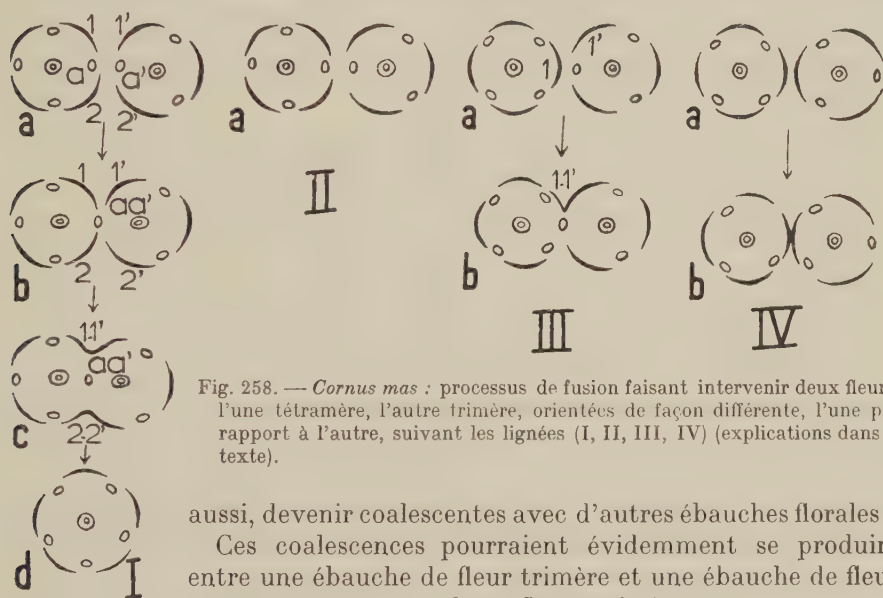


Fig. 258. — *Cornus mas* : processus de fusion faisant intervenir deux fleurs, l'une tétramère, l'autre trimère, orientées de façon différente, l'une par rapport à l'autre, suivant les lignées (I, II, III, IV) (explications dans le texte).

aussi, devenir coalescentes avec d'autres ébauches florales ?

Ces coalescences pourraient évidemment se produire entre une ébauche de fleur trimère et une ébauche de fleur tétramère, ou entre deux fleurs trimères.

Nous avons, en effet, observé ces deux cas. Mais, étant donné la prédominance des fleurs tétramères dans l'inflorescence, il était clair que le premier de ces cas serait beaucoup moins fréquent que celui, précédemment étudié, de la soudure des ébauches de deux fleurs tétramères ; le deuxième — coalescence des ébauches de deux fleurs trimères — devant être le plus rare. Et c'est bien ce que les faits nous ont montré, à telle enseigne que certaines lignées d'évolution n'ont pas pu être observées.

Prenons le cas de la coalescence d'une fleur trimère avec une fleur tétramère.

Comme dans le cas de deux fleurs tétramères, nous avons observé des soudures partielles des pédoncules floraux, qui nous ont montré quatre positions relatives des deux fleurs du complexe (fig. 258) ; malheu-

reusement, nous n'avons pu observer une lignée complète que dans un cas.

Dans la lignée I (fig. 258), on assiste d'abord à la fusion des deux étamines a et a' , puis à la disparition de l'étamine résultante. En même temps, les pétales 1 et 1', 2 et 2' deviennent concrescents (fig. 258, I c), et, la fusion des ovaires terminée, on a une fleur à 5 P, 5 E et 2 C (fig. 258, I d).

Dans la lignée II, seul le premier stade a été observé (fig. 258, II a).

Dans la lignée III, on a seulement observé deux stades; dans le deuxième, le pétale 1 avait fusionné avec 1' (fig. 258, III b).

Dans la lignée IV également, deux stades seulement ont été vus; dans le deuxième, l'étamine a est réduite à zéro et l'étamine a' a son filet réduit à zéro (fig. 258, IV b).

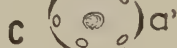
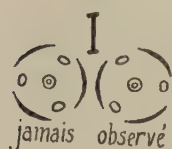


Fig. 258. — *Cornus mas* : processus de fusion faisant intervenir deux fleurs trimères; (explications dans le texte).

Il existe des cas où ce sont des fleurs trimères qui fusionnent. Trois positions de départ sont possibles (fig. 259), mais une seule a été observée.

Dans la lignée II (fig. 259), la seule dans laquelle des exemples ont été observés, nous constatons d'abord l'avortement du pétale 1 (fig. 259, II b), puis la fusion des disques a pour conséquence le déplacement de l'étamine a' , que nous retrouvons à l'intérieur du disque unique enserrant les deux ovaires (fig. 259, II c). Finalement, cette étamine avorte

(fig. 259, II d), et les ovaires fusionnent; nous obtenons une fleur à 5 P, 5 E et 2 C (fig. 259, II e).

Nous avons déjà signalé, plus haut, qu'il existait deux chemins possibles, pour l'élaboration d'une fleur hexamère. Constatons maintenant que, dans les divers processus de coalescence, nous avons deux voies possibles, pour l'obtention d'une fleur pentamère (fig. 258, I, et 259, II).

De l'ensemble de ces observations se dégagent les faits suivants :

Les lignées qui mettent en jeu la concrescence de deux fleurs tétramères sont complètes, bien alimentées en exemples, alors que celles qui mettent en jeu des fleurs trimères sont très incomplètes. Cela provient du fait que les fleurs tétramères sont, nous l'avons vu au début, de beaucoup les plus nombreuses. Aussi, devons-nous nous attendre à trouver plus de fleurs hexamères que de fleurs pentamères. C'est ce que nous avons observé.

Si nous avons observé des fleurs pentamères et hexamères bien constituées, par contre nous n'avons jamais observé de fleurs heptamères bien

constituées, c'est-à-dire avec 7 P, 7 E régulièrement alternes et 2 C. Le stade le plus avancé que nous ayons observé présentait 7 S, 7 P, 7 E et 4 C. Avant même d'arriver à la fleur heptamère bien constituée, des phénomènes de concrescence intraflo-raux tendent à ramener la fleur à une mérie inférieure. C'est ce qui se passe dans le dernier stade de la lignée II (fig. 257) déjà mentionnée plus haut. On y assiste à la fusion de 2 E. C'est ce qui se passe aussi dans les exemples schématisés sur

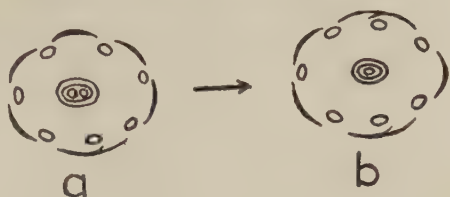


Fig. 260. — *Cornus mas* : fleur heptamère (a) résultant de la coalescence de fleurs, tendant vers la pentamérie (b).

la figure 260, où on assiste à la fusion de pétales.

D'ailleurs, cette instabilité se manifeste aussi, mais à un degré moindre, dans les fleurs de mérie autre que 7. C'est ainsi que nous avons pu observer des formes dérivées de fleurs hexamères telles que celles représentées (fig. 261). De même, à partir de fleurs pentamères (fig. 262).

On peut admettre qu'un dernier stade de réduction amène à la fleur tétramère.

On rencontre, au cours de ces transformations, les mêmes phénomènes que nous avons décrits pour la fleur tétramère : fusion d'étamines, de pétales, avortements, etc.

Fig. 261. — *Cornus mas* : fleurs hexamères tendant vers la pentamérie.

Nous avons observé, enfin, des cas, très rares, de coalescence de trois fleurs. Il est très difficile, sinon impossible, de reconnaître les fleurs qui entrent dans la composition de telles structures. Pour notre part, nous n'y sommes pas parvenu.

Voici (fig. 263), par exemple, une fleur résultant manifestement de la soudure de trois fleurs, puisqu'il y a trois styles dans la structure résultante.

On se rend compte de la complexité extrême d'une telle fleur qui présente 8 P — dont

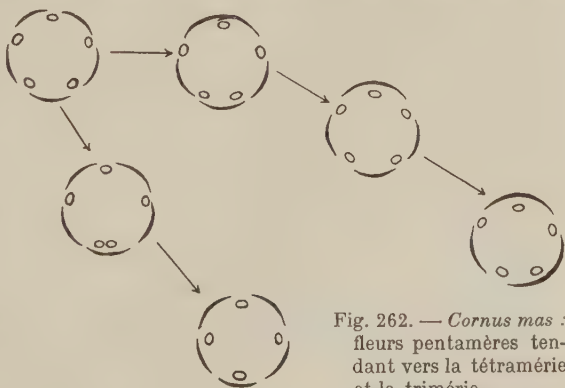


Fig. 262. — *Cornus mas* : fleurs pentamères tendant vers la tétramérie et la trimérie.

un résultant de la fusion de 2 P, — 9 E et 1 staminode, 3 styles.

Dans d'autres cas, la concrescence de trois fleurs se fait en deux temps, c'est-à-dire que dans la fusion interviennent des fleurs pentamère et hexamère, que nous avons reconnues comme étant, elles-mêmes, la résultante de concrescences de fleurs (fig. 264).

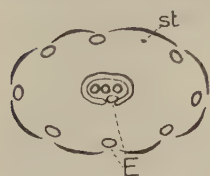


Fig. 263. — *Cornus mas* : fleur pléiomère provenant de la coalescence de trois fleurs.

(st, staminode; E, étamine.)

Ces structures proviennent, elles aussi, certainement de la concrescence de 3 fleurs, mais le phénomène s'est passé en deux temps, car nous n'y trouvons que 2 styles (fig. 264 b et c).

Nous avons observé des phénomènes analogues chez le *Cornus sanguinea*, mais ils sont plus rares, sans doute parce que les inflorescences sont moins contractées que chez *Cornus mas*. L'intérêt qu'il y a à étudier ces faits sur le *Cornus sanguinea*, c'est que l'on peut arriver à déterminer, avec précision, les fleurs qui entrent en composition des complexes. L'inflorescence de *Cornus sanguinea* est une grappe de cymes bipares devenant unipares. Ce sont certaines fleurs de ces cymules qui se soudent. On peut en trouver jusqu'à 5 soudées ensemble.

2° Les Oléacées. — Dans le même ordre d'idées, d'intéressantes suggestions sont données par l'étude des fleurs de certaines Oléacées.

EICHLER a fait des observations intéressantes chez *Ligustrum vulgare* L. Dans cette espèce, il n'est pas rare que les 3 fleurs terminales de l'inflorescence présentent, toutes, leurs carpelles placés en position transversale par rapport à la bractée mère de l'inflorescence. De cette observation, il résulte que les 3 fleurs ont un diagramme différent (fig. 265).

VUILLEMIN a cherché à expliquer cette anomalie et il est arrivé à la conclusion que la fleur semble terminale, mais ne l'est pas en réalité. Elle serait le résultat de la confluence des deux dernières fleurs transversales. Il appuie son affirmation sur des observations faites chez *Syringa vulgaris* L.

« L'inflorescence du *Syringa vulgaris* L. possède, sous la fleur terminale, des séries de branches alternativement transversales et médianes, pourvues, à leur tour, d'une fleur terminale sous laquelle elles se ramifient de même à un ou plusieurs degrés. Dans un cas observé le 11 mai 1898, la fleur terminale et la paire transversale précédente manquaient ; l'inflorescence partielle comptait deux séries rectangulaires ayant chacune 3 fleurs à

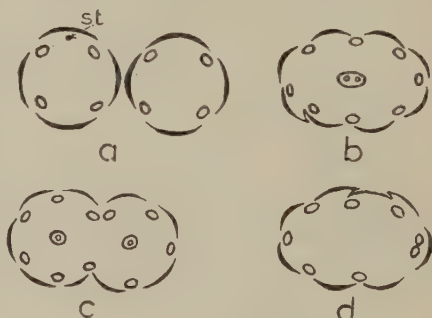


Fig. 264. — *Cornus mas* : coalescence de fleurs dont l'une est déjà issue de la fusion de deux fleurs.

partir du centre ; les deux transversales inférieures servaient de médiane à un groupe triflore dont les carpelles avaient l'orientation normale ; la fleur postérieure de la série médiane n'était représentée que par un moignon de pédicelle devant lequel les fleurs latérales nées au-dessous d'elle, comme au-dessous des fleurs transversales voisines, avaient conflué en une synanthie à 7 sépales, 7 lames pétalaires, 3 étamines et 2 carpelles transversaux ; l'une des étamines était médiane. Une autre inflorescence, dont la fleur terminale ne laissait aucun vestige, était identique à la précédente, en ce qui concerne le pistil et l'androcée ; les cycles précédents étaient pentamères. Dans un Lilas blanc, dont la dernière fleur avait 2 carpelles transversaux, 2 étamines médianes, 5 lobes pétalaires et 5 sépales, l'avortement avait frappé, outre la fleur terminale, la dernière paire médiane, dont la place était marquée par une bractée au niveau d'une articulation du pédoncule.

» Chaque fois que la dernière fleur a des carpelles transversaux par rapport à la bractée mère, qu'elle soit d'ailleurs pléiomère ou isomère et même méiomère à la normale, elle n'est pas terminale ; c'est une synanthie résultant de la confluence des dernières fleurs transversales. »

Nous avons essayé de nous faire une opinion sur ces faits en observant de grandes quantités de fleurs de Lilas provenant de nombreux pieds de cette plante.

Nous avons pu ainsi faire une première constatation : c'est que certains pieds ne présentent que des fleurs normales à 4 P + 2 E transversales. Par contre, sur d'autres pieds, nous avons pu voir des groupes de 2-3 fleurs plus ou moins soudées. Nous avons trouvé à côté de ces ensembles des fleurs pléiomères présentant, par exemple, 12 P et 7 E, 6 P et 4 E, 7 P et 3 E, 6 P et 3 E, 8 P et 4 E, 5 P et 3 E, 5 P et 2 E, 4 P et 3 E, etc. Dans ces fleurs, la position des étamines est très variable. Sur certains pieds, c'étaient surtout les premiers de ces stades qui étaient fréquents. Dans d'autres pieds, nous avons trouvé en quantité importante des fleurs présentant 5 P et 2 E, 4 P et 3 E, 5 P et 3 E, et surtout ces stades-là.

Il semble que, suivant les pieds, on observe des stades différents dans l'évolution de la structure des fleurs.

Comparons maintenant ces faits avec ceux de l'organisation florale d'une autre Oléacée, *Jasminum primulinum* Hemsl. Chez cette espèce, on

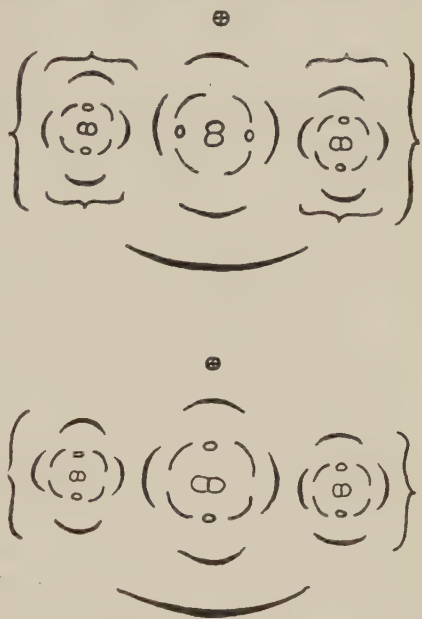


Fig. 265. — *Ligustrum vulgare* : deux types de diagrammes. (D'après EICHLER.)

peut trouver, à côté de rares fleurs pentamères, de nombreuses fleurs pléiomères, dont on peut penser qu'elles sont un type floral dont l'origine est à rechercher dans la synanthie.

En effet, examinons un certain nombre de ces fleurs. On est frappé, tout de suite, par l'hétéromérie très fréquente du calice et de la corolle. On a, par exemple, 8 S et 7 P ou 6 S et 8 P ou 6 S et 9 P, etc. Dans certains cas, on trouve des sépales excessivement réduits, comme un fil. Dans d'autres cas, alors que le sépale normal présente une nervure dorsale bien apparente, d'autres sépales en présentent deux et sont beaucoup plus larges. Et toujours nous avons trouvé ces anomalies du calice dans le plan antéro-postérieur, ce qui semblerait indiquer une soudure de deux fleurs latérales. C'est ce que semble montrer aussi une asymétrie du calice, que l'on observe même dans les fleurs isomères.

Un autre fait, encore, semble confirmer cette interprétation. Nous savons que les Oléacées ont, en général, deux étamines. Or, ici, ce n'est qu'except-

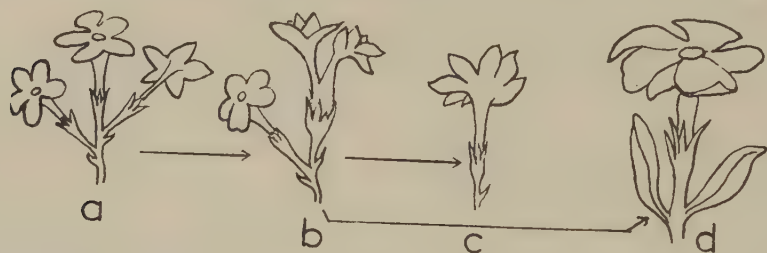


Fig. 266. — a, b, c, *Jasminum fruticans*; schémas qui montrent la coalescence de deux fleurs aboutissant à la fleur pléiomère (c), du même type que la fleur normale de *J. primulinum* (d).

tionnellement que la fleur présente 2 étamines. Dans la majorité des cas, on observe soit 4 étamines, soit 2 étamines et 2 staminodes, et souvent les étamines et staminodes sont soudés deux à deux dans le plan antéro-postérieur.

Pendant longtemps nous avons cherché sur des pieds de *Jasminum fruticans* L. poussant aux environs de Montpellier des faits qui nous auraient permis d'étayer l'idée que nous avons sur l'origine de la pléiomérie de *J. primulinum*. Aucun fait vraiment probant n'avait pu être observé jusqu'au jour où nous avons pu étudier des pieds de *Jasminum fruticans* dans la région d'Agde, sur les sols basaltiques de Roquehaute. Nous avons trouvé là, très fréquemment, des formes de passage entre la fleur pentamère et la fleur pléiomère par soudure plus ou moins poussée de deux ou plusieurs fleurs (fig. 266). Il nous semble évident que l'apparition de ces structures est fonction de l'influence du milieu spécial dans lequel vit la plante.

En tout état de cause, ces quelques indications nous semblent intéressantes si on les envisage du point de vue suivant : lors de l'étude que nous avons faite sur les Euphorbiacées, il était frappant de constater que des structures, inhabituelles chez certaines espèces, étaient au contraire

la structure normale dans d'autres espèces. A. ARBER avait déjà signalé des faits analogues chez les Bambous. Chez les Oléacées, plus spécialement chez les Jasmins, ces faits sont, nous semble-t-il, particulièrement nets. Les structures « tératologiques » observées sur des individus de *Jasminum fruticans* poussant dans des conditions plus ou moins inhabituelles représentent la structure normalement fixée chez d'autres *Jasminum*, *J. primulinum* par exemple (fig. 266 d). Il convient de souligner que le *Jasminum fruticans* poussant à Roquehaute ne doit pas être considéré comme un intermédiaire entre *J. fruticans* typique et les Jasmins pléiomères. Nous pensons qu'il s'agit là de pieds, à hérédité ébranlée, susceptibles, dans leur descendance, de donner brusquement naissance à un Jasmin où la pléiomérie deviendra un caractère fixé.

Signalons aussi le fait que, malgré de patientes recherches, nous n'avons jamais trouvé, chez les Jasmins pléiomères, l'indice de l'origine double de leur fleur, si ce n'est, comme nous l'avons signalé, la dissymétrie fréquente.

3° Les Sapotacées. — D'autres familles végétales présentent comme les Oléacées des espèces à fleurs normalement pléiomères. C'est le cas, par exemple, de la famille des Sapotacées, avec *Mimusops Heckelii* Hutch. et Dalz., *M. fragans* Engl., etc.

Nous n'avons pas pu étudier ces dernières, mais, par contre, nous avons pu observer de nombreuses fleurs d'une espèce américaine introduite en Afrique. Il s'agit de *Chrysophyllum Cainito* L. Cet arbre est planté dans des parcs et des propriétés de Côte-d'Ivoire. Nous avons pu étudier plus particulièrement des fleurs d'un individu planté à peu de distance de la lagune Ébrié, dans la concession de l'O. R. S. O. M. à Adiopodoumé (près d'Abidjan), ainsi que des fleurs de nombreux individus plantés dans le parc de Bingerville.

Alors que les individus plantés dans le parc de Bingerville ne présentaient que très rarement des anomalies, par contre on pouvait observer de nombreux cas de tératologie dans les fleurs de l'individu planté à Adiopodoumé.

C'est ainsi qu'une statistique portant sur plusieurs centaines de fleurs montrait, au cours de la floraison de juillet-août 1951, 45 p. 100 de fleurs pentamères (c'est-à-dire des fleurs qui sont des fleurs normales dans les individus plantés à Bingerville) ; 34 p. 100 étaient des fleurs hexamères ; 4 p. 100 étaient des fleurs heptamères ou de mérie supérieure (1) ; 17 p. 100 représentaient des complexes de 2 ou 3 fleurs plus ou moins coalescentes.

Dans certaines inflorescences, plus de 50 p. 100 des fleurs étaient coalescentes par groupe de 2 ou de 3.

(1) Dans cette statistique, nous avons compté pour une unité chacun des groupes de fleurs plus ou moins soudés. Il est clair que le pourcentage serait encore plus élevé si nous avions, dans le total, fait intervenir individuellement chacune des fleurs entrant dans la composition du complexe. Il s'agissait, pour nous, surtout de donner un ordre de grandeur aux phénomènes observés. Pour être tout à fait exact, il aurait fallu que nous comptions aussi pour deux ou trois, dans le total de la statistique, les fleurs pléiomères, puisque, comme nous le montrons plus loin, ces fleurs proviennent de la soudure, plus ou moins intime, des ébauches de deux ou trois fleurs.

Ainsi, nous avons pu observer deux fleurs soudées par leur pédicelle (fig. 267 a). Dans d'autres cas, l'union est plus intime et intéresse l'ovaire de deux fleurs (fig. 267 b), parfois (fig. 267 c) les deux fleurs ont un calice commun, alors que corolles, androcées et gynécées sont indépendants. Enfin, la coalescence peut aller plus loin et aboutit, par exemple, à un ensemble comprenant 8 S, 9 P, 9 E (fig. 267 d). Quant au gynécée, il est très allongé et comporte 23 stigmates. L'origine double de l'ensemble est encore trahie par la présence, sur le pédicelle commun, de deux préfeuilles appartenant à deux fleurs différentes.

L'examen de ces quelques faits montre déjà l'origine possible des fleurs pléiomères. C'est quelque chose de très comparable à ce que nous avons décrit chez les Cornacées et Oléacées.

Cependant un fait mérite d'être signalé. Nous avons vu chez *Cornus* le peu de stabilité des fleurs pléiomères et que, concurremment, il n'y avait pas, dans cette famille, d'espèces à fleurs normalement pléiomères.

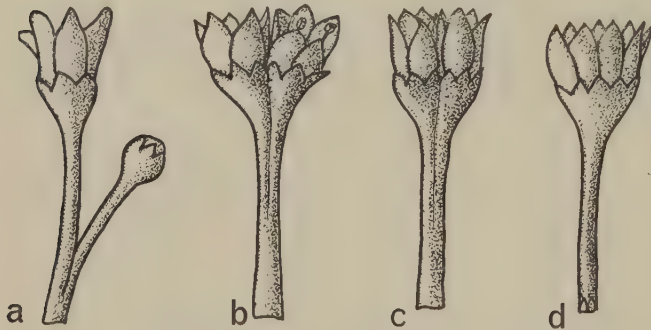


Fig. 267. — *Chrysophyllum cainito* : différents stades de la coalescence de deux fleurs aboutissant à la fleur pléiomère ; dans certains cas, ces dernières sont pourvues à leur base des bractées des deux fleurs entrant dans la composition de l'ensemble.

Chez les Sapotacées, par contre, comme nous l'avons signalé, les espèces à fleurs pléiomères existent. Aussi, n'avons-nous pas été très étonné lorsque nous avons fait l'observation suivante chez *Chrysophyllum*, où il n'est pas rare de trouver des fleurs pléiomères : 38 p. 100 des fleurs étaient d'une mérie supérieure à la mérie normale ; une fleur présentait 10 S, 10 P, 10 E et 22 C. Seul, le gynécée, très allongé transversalement, permettait de déterminer l'origine complexe de cette dernière fleur. Il en est de même des fleurs hexamères, par exemple, très fréquentes, comme nous l'avons vu, pour lesquelles l'origine est parfois impossible à déceler, alors que, dans d'autres cas, l'allongement de l'ovaire, ou la présence des préfeuilles de deux fleurs sur le pédicelle floral, permet de saisir leur vraie nature.

4^e Les Rubiacées. — Nous avons pu récolter et étudier beaucoup de Rubiacées, lors de notre séjour en Côte-d'Ivoire. De nombreuses observations ont été faites sur place ou, plus tard, au Laboratoire de Montpellier, sur du matériel rapporté, séché en herbier ou fixé dans l'eau formolée. Certaines de ces observations vont être utilisées dans ce qui suit.

Il faut avoir fait un séjour dans les régions tropicales, pour se rendre

vraiment compte de la prodigieuse diversité de la famille des Rubiacées : magnifiques arbres, comme les *Corynanthe*, ou lianes, comme *Morinda* (le « Chèvrefeuille » de là-bas); herbes modestes des sous-bois, comme les *Geophila*; grandes fleurs très décoratives (jusqu'à 23 cm), comme cela existe chez certains *Gardenia*, ou minuscules fleurs chez *Diodia*, etc.

Mais c'est la diversité de l'inflorescence et de la fleur qui a le plus retenu notre attention.

Nous avons trouvé dans

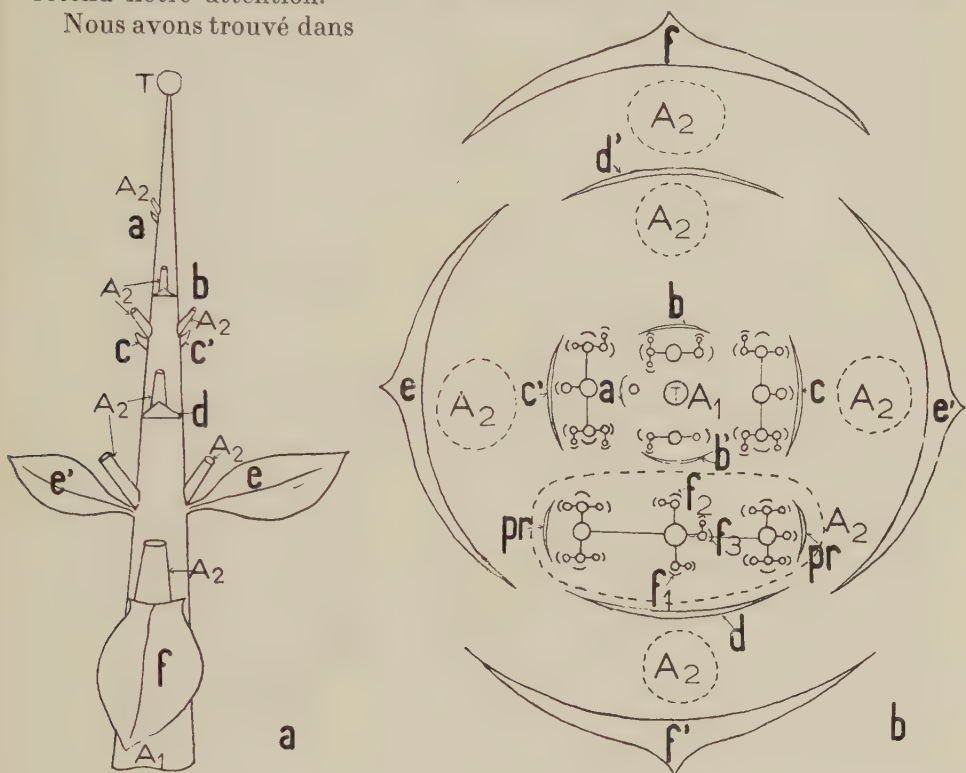


Fig. 268. — *Chasalia Afzelii*.

(a, diagramme de l'inflorescence.

b, schéma montrant la disposition des axes secondaires (A_2) de l'inflorescence.

a, b, b', c, c', d, d', e, e', f, f', feuilles de l'axe principal (A_1) de l'inflorescence, servant de bractées à des axes secondaires (A_2); pr, f_1 , f_2 , f_3 , préfeuilles et feuilles suivantes d'un axe secondaire (A_2); T, fleur terminale de l'axe principal.)

cette famille la quasi-totalité des types possibles d'inflorescences : grappe simple, grappe composée, cymeuse, cyme bipare, cyme unipare scorpioïde, cyme unipare hélicoïde, capitule, et aussi des fleurs isolées. L'étude de ces divers types est indispensable pour expliquer les cas de pléiomérie rencontrés chez certaines espèces.

Nous étudierons tout d'abord le type d'inflorescence le plus ramifié que nous ayons pu observer, et nous prendrons comme exemple *Chasalia Afzelii* K. Schum. HUTCHINSON et DALZIEL classent cette espèce dans la

des fleurs terminales. On a ici le trait d'union entre l'inflorescence du type grappe et celle du type cyme. En effet, nous avons bien, au départ, une grappe assez lâche, mais elle est terminée par une fleur. Si on remonte le long de l'inflorescence principale (A_1) ou des inflorescences secondaires (A_2), les plus ramifiées, c'est-à-dire les plus basses, on assiste à la réduction progressive du nombre des axes émis et à l'apparition de cymes bipares typiques, plus ou moins favorisées d'un côté. Il est à remarquer que nous retrouvons exactement la même inflorescence, aussi ramifiée, chez *Rutidea glabra* Hiern. Elle existe aussi chez *Gærtnera paniculata* Benth. (1).

Mentionnons rapidement, pour être complet, un certain nombre d'inflorescences rencontrées chez les Rubiacées. Elles sont toutes bâties sur le schéma de *Chasalia-Rutidea*, mais des processus de contraction s'y font déjà sentir.



Fig. 271. — *Uragoga peduncularis* : schéma de l'inflorescence.

l'aisselle des α de divers ordres nous avons presque toujours trouvé une fleur, sauf à l'extrémité la plus éloignée, où elle avortait.

Ceci étant indiqué, voyons maintenant quelques phylums possibles d'évolution, à partir de cette inflorescence très ramifiée du type *Chasalia-*

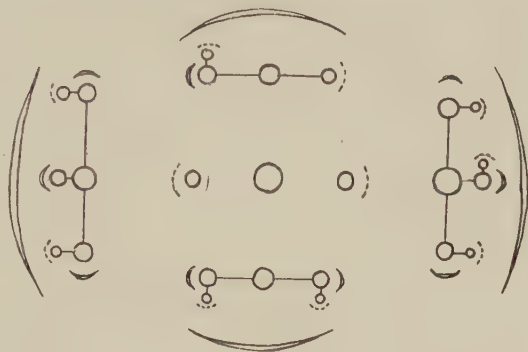


Fig. 270. — *Sabicea lasiocalyx* : diagramme de l'inflorescence.

C'est ainsi que, chez *Cuviera acutiflora* DC., on observe une grappe simple de cymes bipares ; chez *Bertiera brevifolia* Hiern., c'est une grappe simple de cymes bipares, passant rapidement à des cymes unipares scorpioides.

Chez *Bertiera racemosa* K. Schum., les inflorescences secondaires portées par A_1 deviennent très réduites ; il y a tendance à la formation d'un épi.

Chez une Rubiacée, liane indéterminée, nous avons observé un fait intéressant : les inflorescences secondaires, toujours disposées en grappe, tendent vers une cyme hélicoïde typique (fig. 269). En effet, nous avons une inflorescence favorisée très fortement en β , mais on doit souligner qu'à

(1) On sait que le genre *Gærtnera* est placé, suivant les auteurs, soit chez les Rubiacées, soit chez les Loganiacées.

Rutidea. Nous attirons l'attention sur le fait que les espèces qui nous servent de type ne sont sans doute pas reliées entre elles directement

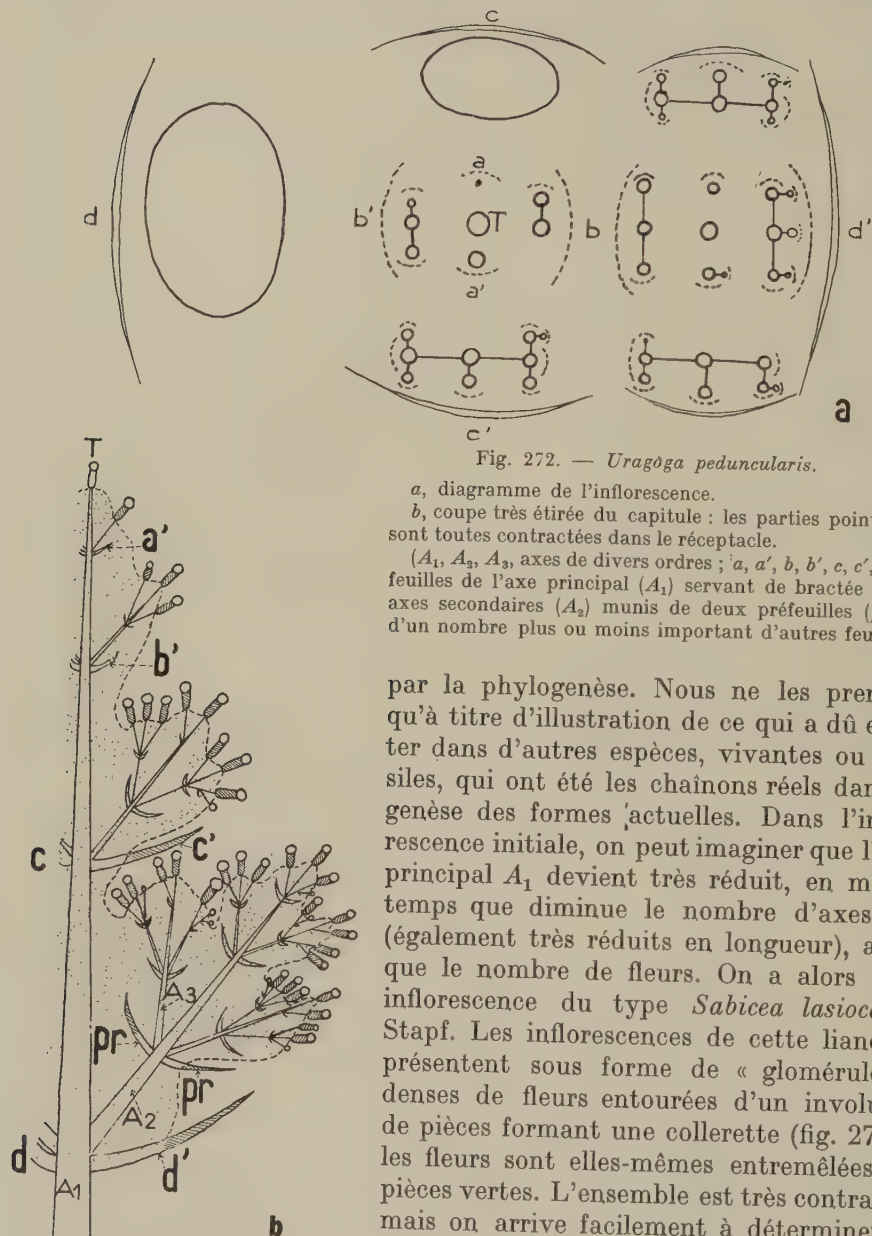


Fig. 272. — *Uragoga peduncularis*.

a, diagramme de l'inflorescence.

b, coupe très étirée du capitule : les parties pointillées sont toutes contractées dans le réceptacle.

(A_1 , A_2 , A_3 , axes de divers ordres ; a , a' , b , b' , c , c' , d , d' , feuilles de l'axe principal (A_1) servant de bractée à des axes secondaires (A_2) munis de deux préfeuilles (*pr*) et d'un nombre plus ou moins important d'autres feuilles.)

par la phylogénèse. Nous ne les prenons qu'à titre d'illustration de ce qui a dû exister dans d'autres espèces, vivantes ou fossiles, qui ont été les chaînons réels dans la genèse des formes actuelles. Dans l'inflorescence initiale, on peut imaginer que l'axe principal A_1 devient très réduit, en même temps que diminue le nombre d'axes A_2 (également très réduits en longueur), ainsi que le nombre de fleurs. On a alors une inflorescence du type *Sabicea lasiocalyx* Stapf. Les inflorescences de cette liane se présentent sous forme de « glomérules » denses de fleurs entourées d'un involucre de pièces formant une collerette (fig. 270) ; les fleurs sont elles-mêmes entremêlées de pièces vertes. L'ensemble est très contracté, mais on arrive facilement à déterminer la nature de l'inflorescence, laquelle est basée

sur le même thème que l'inflorescence *Chasalia-Rutidea*, mais simplifiée. Notons que, pour les fleurs ultimes, les bractées avortent. Nous les avons figurées en pointillé sur notre schéma.

Mais ce n'est pas encore là le terme ultime de la contraction.

Supposons que les pièces involucales *Sabicea lasiocalyx* deviennent concrescentes ; supposons que des axes A_1 , A_2 , A_3 soient réduits à presque rien et deviennent coalescents, en donnant naissance à une sorte de réceptacle comparable à celui du capitule des Composées, sur lequel seraient piquées des fleurs pédonculées. C'est ce que l'on trouve dans le capitule



Fig. 273. — *Morinda lucida* : infructescence ; les gynécées sont à peine soudés.

d'*Uragoga pedoncularis* K. Schum. (fig. 271). A première vue, cette inflorescence paraît très éloignée de l'inflorescence du type *Chasalia-Rutidea*. Mais, si on l'étudie de plus près, on peut constater les faits suivants : l'involucre de pièces vertes soudées correspond, comme chez *Sabicea*, à des bractées d'axes A_2 (fig. 272 a et b-d, d', c, c'), ou même à des préfeuilles (pr) de ces axes A_2 , bractées d'axes A_3 . Cet ensemble forme une sorte de coupe, plus ou moins échancrée suivant les espèces d'*Uragoga* considérées. Ces pièces soudées sont d'ailleurs les seules pièces foliaires de l'inflorescence, toutes les autres, bractées ou préfeuilles, ayant avorté. Il est assez facile, néanmoins, de reconstituer l'inflorescence. Il suffit, en effet, de suivre dans le réceptacle la vascularisation des pédoncules floraux. La trame de la vascularisation reproduit exactement le schéma de l'inflorescence type de *Chasalia-Rutidea*. Mais cette inflorescence est très contractée, et, à première vue, rien n'indique sa véritable nature. Sur le schéma (fig. 272 b), nous avons étiré l'inflorescence d'*Uragoga* et nous avons marqué en hachures tout ce qui est visible à l'extérieur du réceptacle ; tout ce qui est en pointillé est « tassé » à l'intérieur du réceptacle. Le diagramme correspondant est dessiné (fig. 272 a).

Après l'étude d'*Uragoga*, nous signalerons l'inflorescence d'*Uncaria* qui présente des « têtes » de fleurs rappelant, au moins par leur aspect, celles d'un *Echinops*. Ici, les bractées involucales, de même que toutes les bractées florales, sont avortées ; le réceptacle, au lieu d'être aplati, est arrondi ; les fleurs sont pédonculées, comme celles d'*Uragoga*. Elles sont encore très nombreuses. Chez *Morinda lucida* Benth. (fig. 273), par contre, le nombre de fleurs est réduit. On a une tête pauciflore, mais, ici, les fleurs sont sessiles, et même les ovaires sont légèrement concrescents à leur base, entre eux et avec le réceptacle.

Si nous observons maintenant une inflorescence de *Sarcocephalus esculentus* Afzelius, nous nous apercevons que les ovaires sont concrescents entre eux et que l'ensemble forme un syncarpe arrondi. Il en va de même pour

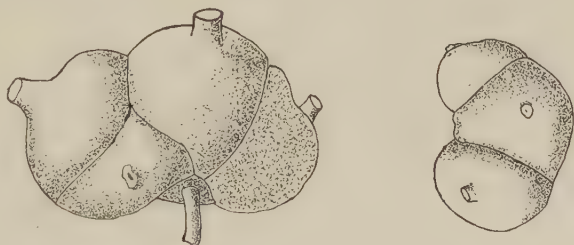


Fig. 274. — *Morinda longiflora* : sur ces jeunes fruits, la syncarpie, très poussée, est bien visible.

Morinda longiflora G. Don (fig. 274). Mais, dans cette espèce, le nombre de fleurs est réduit.

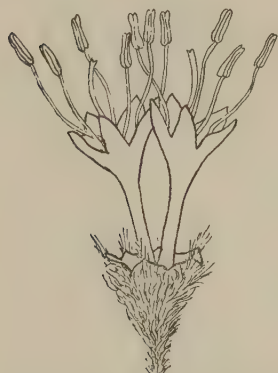


Fig. 275. — *Pomax umbellata* : structure normale de l'appareil reproducteur : deux fleurs à gynécée et calice communs. (D'après BAILLON.)

Jusqu'à maintenant, nous avons étudié seulement l'inflorescence sans tenir compte des fleurs. Revenons donc un peu en arrière. Chez la plupart des espèces que nous avons étudiées précédemment, le type floral le plus courant est tétra- ou pentamère. Il n'en est pas de même chez *Morinda longiflora*,

qui est pléiomère. L'explication de cette structure nous a été donnée par le genre *Sarcocephalus*, où les ovaires des fleurs de l'inflorescence dense sont soudés entre eux. En outre, fréquemment, on trouve des fleurs dont les corolles sont plus ou moins soudées, comme nous l'avons signalé ailleurs (Cornacées, Oléacées, Caprifoliacées, etc.). On y observe parfois le résultat final, qui est une fleur pléiomère, stade peu fréquent chez *Sarcocephalus*, mais qui devient normal chez *Morinda longiflora*. Dans cette espèce, la pléiomérie résulte donc de la fusion de fleurs.

On peut avoir aussi une réduction du nombre de fleurs par inflorescence.

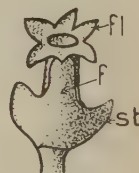
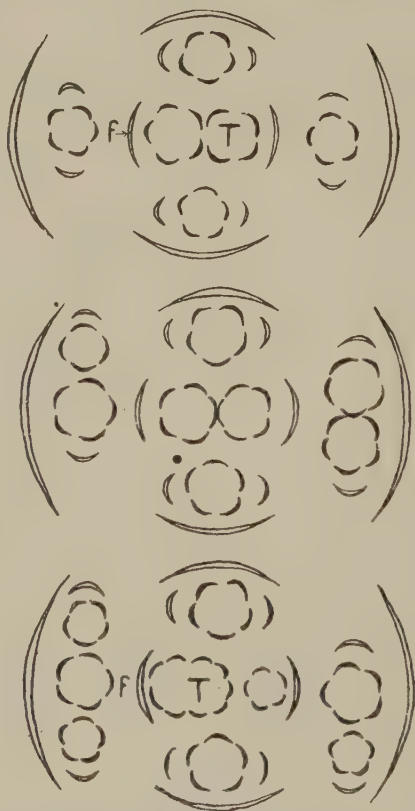


Fig. 276. — *Geophila obvallata* : diagrammes d'inflorescences présentant des fleurs plus ou moins soudées.

(f, bractée florale ; st, stipule ; T, fleur terminale de l'inflorescence ; fl, fleur hexamère produit de la fusion de deux fleurs.)

C'est ce qui arrive chez *Pomax umbellata* Soland. (fig. 275), où on voit une inflorescence biflore très curieuse. En effet, les 2 fleurs ont leur gynécée uni, un calice commun, mais présentent encore leurs 2 corolles séparées. Par contre, la fusion est totale chez *Heinsia pulchella* K. Schum., qui présente normalement des fleurs pléiomères.

L'étude des *Geophila*, petites Rubiacées herbacées, rampantes, nous semble encore confirmer une telle interprétation. Nous avons étudié deux espèces africaines de ce genre. Il s'agit de *Geophila obvallata* F. Didr., qui a des fleurs pentamères et de *G. uniflora* Hiern., dont les fleurs sont pléiomères. Dans la première espèce, l'inflorescence est bâtie sur le type général (*Chasalia*), mais, ici, les inflorescences secondaires de la grappe sont souvent uniflores ; parfois, les plus basses sur l'axe A_1 sont constituées par une petite cyme unipare biflore, ou une petite cyme triflore (fig. 276) ; plus rarement l'inflorescence est un peu plus ramifiée. L'ensemble inflorescentiel est contracté, capituliforme, plus ou moins enveloppé par les bractées les plus basses.

Nous avons pu observer parfois des phénomènes de coalescence de fleurs. Les fleurs qui interviennent peuvent être, par exemple, la fleur terminale (*T*) de l'inflorescence et la fleur axillée par une des feuilles (*f*) les plus élevées de l'axe A_1 de la grappe (fig. 276).

Dans d'autres cas, plus rarement, ce sont deux fleurs d'une petite cymule secondaire qui sont coalescentes.

Parfois, exceptionnellement, on peut trouver des fleurs pléiomères, hexa- ou heptamères. On peut trouver tous les termes de la coalescence, jusqu'à l'obtention de ces fleurs pléiomères. Or, chez *Geophila uniflora*, les fleurs sont solitaires et normalement pléiomères.

De la même façon, pensons-nous, on peut interpréter les fleurs pléiomères que l'on rencontre chez *Coffea*. On sait que les espèces de ce genre peuvent être pentamères, par exemple, chez *C. robusta* Linden (fig. 277). L'inflorescence de cette espèce, comme celle des autres du même genre,

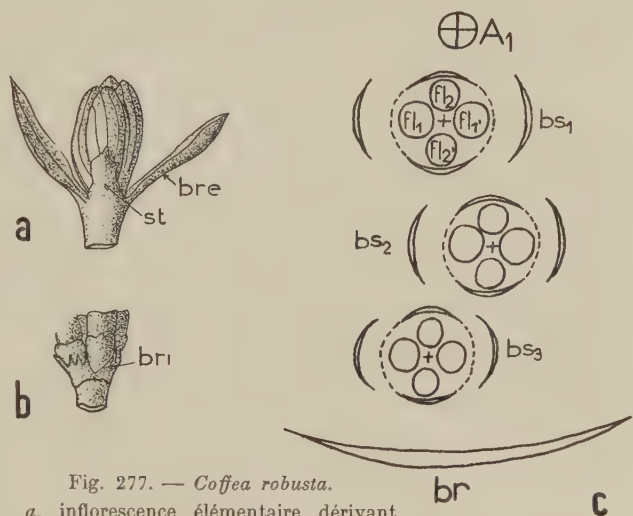


Fig. 277. — *Coffea robusta*.

a, inflorescence élémentaire dérivant d'un seul bourgeon sérial ; b, la même inflorescence dont les bractées externes (*bre*) ont été enlevées ; c, diagramme d'une inflorescence développée à l'aisselle d'une feuille (*br*) ; (*st*, stipule ; *bri*, bractée interne ; *bs*₁, *bs*₂, *bs*₃, bourgeons sériaux ; *fl*₁, *fl*₂, *fl'*₁, *fl'*₂, fleurs.)

est compliquée par le développement de bourgeons sériaux (bs_1 , bs_2 , bs_3).

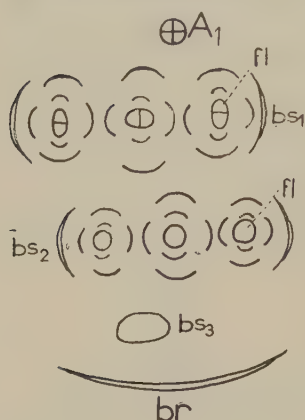


Fig. 278. — *Coffea excelsa* : diagramme d'une inflorescence développée à l'aisselle d'une feuille (*br*). (bs_1 , bs_2 , bs_3 , bourgeons sériaux ; *fl*, fleur.)

Chacune des portions d'inflorescence issues d'un seul de ces bourgeon dérive du type général des Rubiacées (voir inflorescence de *Chasalia* p. 189), mais est réduite à une simple grappe pauciflore. Dans certains cas, la fleur terminale est bien développée, mais elle avorte souvent. De même, les bractées des fleurs supérieures avortent. Les fleurs, comme nous l'avons dit, sont pentamères. Souvent, le gynécée est particulièrement réduit, un seul ovule se développant pour les 2 carpelles.

Nous avons aussi observé des Caféiers pléiomères. L'inflorescence élémentaire de l'un d'eux, *C. excelsa* A. Chev., que nous reproduisons (fig. 278), présente des différences avec celle de *C. robusta*, normalement pentamère. On remarque, en particulier, chez *C. excelsa*, le nombre beaucoup plus important de pièces stériles entourant chaque fleur. Ce nombre de

pièces stériles augmente, en même temps que diminue le nombre de fleurs, dans l'inflorescence de *Coffea ligustrifolia* Stapf (fig. 279). Cette espèce ne présente, en effet, qu'une seule fleur par inflorescence secondaire issue d'un des bourgeons sériaux. Elle est assortie d'un nombre important de feuilles stériles, plus ou moins bractéiformes. Quelles conclusions tirer de ces quelques observations (1) ?

Il nous apparaît que la présence de nombreuses feuilles bractéales accompagnant les fleurs pléiomères est l'indication qu'il faut rechercher l'origine de la structure de ces fleurs dans la coalescence de plusieurs fleurs pentamères. Il nous semble, en effet, que les indications recueillies dans d'autres genres, cités plus haut, autorisent une telle interprétation. Nous devons signaler néanmoins que, malgré nos recherches, nous n'avons jamais pu observer de coalescence de fleurs dans les inflorescences de Caféiers pentamères. Notons cependant qu'assez fréquemment les gynécées des Caféiers pléiomères présentent 3 carpelles, alors que nous

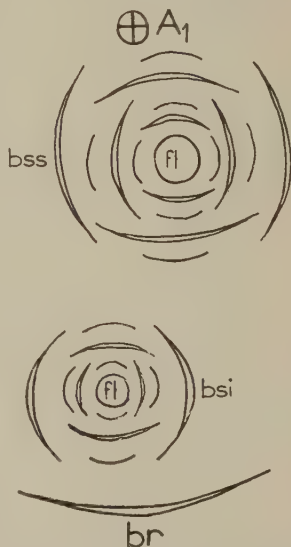


Fig. 279. — *Coffea ligustrifolia* : inflorescence biflore développée à l'aisselle d'une feuille (*br*). (*bss*, bourgeon sérial supérieur ; *bsi*, bourgeon sérial inférieur ; *fl*, fleur.)

(1) Nous nous sommes rendu compte, au cours de nos observations sur les *Coffea* de la Côte-d'Ivoire, combien la morphologie des inflorescences des espèces de ce genre était mal connue. Une étude approfondie de celle-ci contribuerait à éclaircir la systématique si difficile de ce genre.

n'en avons observé que 2 chez les Caféiers pentamères que nous avons pu examiner.

5^o Conclusions sur la pléiomérie par coalescence. — Les phénomènes de coalescence de fleurs aboutissant à la pléiomérie ont été signalés, par divers auteurs, dans de nombreuses espèces. Nous en avons observé, nous-même, un certain nombre d'exemples, autres que ceux déjà signalés.

Ainsi, nous semble-t-il, certains cas de pléiomérie peuvent être expliqués par la coalescence de fleurs, celle-ci se produisant alors que les fleurs sont encore à l'état d'ébauches dans l'inflorescence. Ce phénomène peut être observé, accidentellement, chez certaines espèces, plus particulièrement chez des individus qui croissent dans des conditions inhabituelles. Il peut aussi être transmis, brusquement, à la descendance, qui, dans ce cas, présente alors normalement des fleurs pléiomères.

5. — La pléiomérie par dédoublement d'organes.

Nous avons essayé d'exposer, dans le chapitre précédent, l'origine des fleurs pléiomères par coalescence. Il existe aussi, pensons-nous, une pléiomérie par dédoublement. Pendant longtemps, nous avons douté de l'existence de dédoublements d'organes, parce que beaucoup d'exemples donnés se sont révélés, plus tard, être faux. De plus, ce sont surtout les phénomènes de contraction et de concrescence qui sont intervenus au cours de la phylogenèse, comme l'a souligné L. EMBERGER, dont nous partageons tout à fait l'opinion sur ce sujet.

Mais un fait nouveau, constaté lors de l'étude de l'épillet des Graminées, nous a conduit à une opinion moins absolue.

Les deux glumellules représentent, en réalité, une pièce unique dédoublée (voir p. 77).

La glume supérieure de *Lolium*, dans certains cas anormaux, peut se présenter sous forme de deux pièces séparées.

Chez *Hordeum*, la glumelle supérieure peut être scindée en deux pièces distinctes (P. LAUMONT et J. ERROUX).

Il en est de même chez *Streptochaeta*, où la glumelle supérieure est bifide, ainsi que l'a montré A. ARBER.

Ces faits montrent, nous semble-t-il, qu'il est possible que des cas de pléiomérie soient dus au dédoublement d'organes. Cela ne doit pas nous surprendre outre mesure ; il suffit que le groupe d'initiales de la feuille, ou de ses homologues, se « scinde », pour des raisons encore ignorées, peut-être sous l'influence de pressions, comme on peut l'admettre chez les Graminées, pour qu'il en résulte deux organes identiques.

Ce cas de dédoublement est le seul que nous ayons rencontré qui soit authentique. Le phénomène paraît très rare. Notons comment il faut le comprendre : il ne s'agit pas de la division d'un organe développé, mais toujours d'un processus ayant son siège déjà dans la très jeune ébauche.

Nous pouvons rapprocher de ce mode de pléiomérie le fait que certaines pièces surnuméraires du périanthe peuvent provenir de stipules, comme MEYER l'a vu chez *Mabea* et comme nous l'avons vu chez d'autres Euphorbiacées.

6. — Conclusions générales sur la pléiomérie.

En résumé, la pléiomérie est, dans la plupart des cas, une conséquence de la structure de la fleur, représentant un système plus ou moins ramifié, c'est-à-dire une inflorescence contractée.

Elle est influencée par les conditions de nutrition et, d'une manière générale, par les conditions physiologiques dans lesquelles vivent l'individu ou la fleur considérée, déterminant celles rendant possible l'augmentation des pièces florales (multiplication des hélices phyllotaxiques, augmentation du calibre et de la longueur des axes de divers ordres, donc de leur surface qui peut ainsi porter un nombre plus ou moins grand de feuilles, etc.).

Dans de rares cas, la pléiomérie est due à une fission, c'est-à-dire à un dédoublement d'organes; cependant, il est possible que ce processus soit plus fréquent qu'on ne pense, car, dans le cas de dédoublements extrêmement précoces, ceux-ci sont impossibles à mettre en évidence.

Ainsi, pensons-nous, pléiomérie et méiomérie sont l'expression de phénomènes divers, ce qui explique, en partie, les discussions entre les savants qui ont recherché leur origine.

CHAPITRE III

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS OBTENUS ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Arrivé au terme de cet exposé, nous allons essayer de rappeler brièvement les principaux résultats obtenus :

1. — Chez les Préphanérogames et les Gymnospermes.

1° Le rameau court *mâle* de *Ginkyo* est une inflorescence en grappe, et les chatons constituent les « fleurs ». L'ensemble est exactement homologue d'une inflorescence mâle de Cordaïte.

2° Le glomérule *mâle* de *Cephalotaxus* est une inflorescence en grappe très contractée dont les fleurs deviennent de plus en plus réduites au fur et à mesure que l'on monte le long de l'axe principal. Vers le sommet, celles-ci avortent, et leurs bractées, auxquelles la fonction pollinifère a été transférée, constituent une fleur terminale.

3° L'inflorescence *mâle* de *Juniperus drupacea* est identique à celle de *Cephalotaxus*, à ceci près que, le plus souvent, l'axe principal s'arrête dans son développement, après avoir donné naissance à un nombre plus ou moins important de fleurs. Exceptionnellement, sa partie apicale est constituée comme celle des glomérules de *Cephalotaxus*.

4° Le rameau court *femelle* de *Ginkyo* est homologue du rameau mâle de cette espèce, mais plus contracté. A la base, parfois les axes A_2 des fleurs femelles sont bien développés, comme chez les Cordaïtes et certaines Gymnospermes fossiles (*Lebachia*) ; plus haut, les axes A_2 sont réduits presque à zéro, comme c'est le cas chez la plupart des Conifères vivants ; ils portent un nombre réduit de sporophylles femelles (pédoncules ovulifères), en général une seule.

5° L'inflorescence *femelle* des *Cephalotaxus* est très polymorphe. Elle est plus ou moins ramifiée. Une étude détaillée permet d'assister au transfert des fonctions reproductrices assumées par des feuilles d'un axe déterminé aux feuilles d'un autre, d'un ordre inférieur, transfert qui est l'expression du mécanisme réducteur, de la simplification de l'inflorescence pour conduire celle-ci au stade floral.

6° Les ensembles *mâles* et *femelles* de certaines Gymnospermes (*Cryptomeria*, *Cunninghamia*, par exemple) sont exactement homologues. Cette homologie est sculignée par l'existence de cônes hermaphrodites de

Cupressus, dans lesquels une fleur mâle (cône mâle) se développe à la place des ovules axillaires portés sur un axe A_2 très réduit.

7° L'étude des cônes androgynes de *Picea morinda* synthétise toutes les homologues que l'on peut établir entre les organes reproducteurs des Gymnospermes.

8° La comparaison très suggestive des diverses structures décrites par HAGERUP chez les *Juniperus* (cônes femelles) avec la structure décrite chez *Cephalotaxus* (mâle et femelle) confirme l'opinion du savant danois concernant la structure et la phylogénèse des cônes femelles de *Juniperus*.

9° Il est vraisemblable que des « fleurs » d'Angiospermes ont pu se différencier à partir d'ensembles reproducteurs du type Gymnosperme, ainsi que l'ont décrit HAGERUP et L. EMBERGER. Ceci nous semble particulièrement clair pour le gynécée des Primulacées, lequel, dans les cas tératologiques, reproduit les diverses structures qui expriment la phylogénèse des Gymnospermes.

10° L'étude des sommets des fleurs mâles de *Cephalotaxus* suggère une origine possible de l'étamine peltée, par concrescence de plusieurs étamines normales.

2. — Chez les Angiospermes.

1° **Sur des inflorescences et des formations préflorales.** — *a.* L'étude de certaines Pipéracées nous a permis de décrire un type de cyme bipare nouveau, différent du type classique (type *Helleborus*). Chez *Piper umbellatum*, les 2 rameaux fils, émis à l'aisselle de α et β de chacun des rameaux émetteurs, sont homodromes entre eux et antidromes du rameau qui les porte. L'évolution de ce type de cyme vers l'uniparie donne naissance exclusivement à des cymes scorpioides.

b. De même l'inflorescence si aberrante des Amaryllidacées suppose l'existence d'un troisième type de cyme bipare, à rameaux floraux toujours homodromes dans une même inflorescence. Cette inflorescence, dont nous avons établi le schéma théorique, n'a pas encore été découverte dans la nature.

c. L'étude des inflorescences des Plumbaginacées que nous avons examinées montre que le capitule de *Statice* procède de la contraction d'une inflorescence beaucoup plus lâche, du type de celle de *Limonium*.

d. Chez les Passifloracées, on peut suivre le passage d'une inflorescence cymeuse multiflore du type *Adenia lobata* au stade fleur concrétisé par *Passiflora foetida*. Nous avons pu confirmer l'opinion de certains auteurs qui pensent que la vrille que l'on rencontre chez beaucoup d'espèces de cette famille est un axe ou, plus précisément, un pédoncule floral modifié.

e. Chez les Composées, les Araliacées, les Umbellifères, nous avons mis en évidence des séries complètes de réductions progressives aboutissant à des fleurs solitaires que la morphologie comparée permet de dénommer capitules ou ombelles uniflores.

f. Les pièces stériles de l'épillet des Graminées (glumes, glumelles, couple de glumellules) sont toutes homologues, bien qu'ayant une ontogénie et des formes différentes.

g. L'épillet des Graminées, qui est une inflorescence, peut devenir fleur ; nous en avons décrit le mécanisme chez *Anthoxanthum* et *Streptochæta*. Il est à noter que l'ensemble « floral » définitif est constitué par deux axes d'ordres différents.

h. Le cyathium d'*Euphorbia* est bien une inflorescence dont les fleurs sont réduites, les mâles, à une étamine apérianthéc et, la femelle, à un gynécée tricarpellé, parfois périanthé (*E. paganorum*, *E. cæspitosa*, par exemple).

i. L'involucre du cyathium est composé de bractées foliacées munies de deux glandes commissurales et, parfois, d'appendices d'origines stipulaires simulant une corolle. Les appendices et les glandes de deux bractées adjacentes sont, en général, soudés.

j. Des groupements de fleurs annonçant ou rappelant le cyathium peuvent être observés dans un certain nombre d'espèces d'Euphorbiacées. C'est ce que l'on peut voir, plus spécialement, chez *Jatropha*, *Monotaxis linifolia*, *Sebastiana longispicata*, *Excæcaria acerifolia*, *Maprounea brasiliensis*, *Homalanthus populifolius*, *Gymnanthes lucida*, *Actinostemon conceptionis*, espèces chez lesquelles le périanthé est *alternicarpelle*. On est alors en présence d'une structure que nous avons appelée *paracyathium*. Chez *Anthostema*, dont l'inflorescence est plus ramifiée que le cyathium et dont les fleurs mâles sont périanthées, mais où le périanthé de la fleur femelle est *épicaipelle*, il y a un *précyathium*. Paracyathium et précyathium sont des notions nouvelles.

k. Par réduction du nombre d'étamines-fleurs, le cyathium se réduit à un organe proche du stade floral. On peut observer, par exemple chez *E. hirta*, un cyathium à 5 étamines-fleurs.

l. Chez *Mabea* femelle, le stade « fleur » au sens classique du terme est réalisé. La comparaison de ses structures normale et « tératologiques » avec celles d'autres Euphorbiacées permet de comprendre son origine, qui est une inflorescence paracyathiale.

m. Une évolution vers la formation d'une fleur à périanthé double peut être observée chez les *Ricinocarpoideæ*.

n. Le sommet de l'épi de certaines Saururacées (*Houttuynia cordata*, *Anemiopsis californica*) est un état préfloral constitué d'une fleur normale et de fleurs plus ou moins réduites, jusqu'à être unistaminées.

o. La fleur des Liliiflores est aussi un état très contracté, ainsi qu'en témoignent les cas tératologiques, dans lesquels on voit certaines étamines remplacées par des fleurs. Une telle interprétation, jointe aux observations précédentes, permet d'expliquer tous les cas tératologiques rencontrés chez ces fleurs.

p. La fleur des Crucifères est bien, ainsi que l'a établi MOTTE, un état préfloral.

q. La fleur des Malvacées est, elle aussi, un état préfloral ; la colonne staminale représente 5 fleurs élémentaires mâles.

2° *Sur les organes et les plans floraux.* — *a.* L'androcée des fleurs n'est pas un organe *sui generis*; les étamines de certaines fleurs (*Carpinus*, *Tilia*, *Monotaxis*, etc.) rappellent des structures de certains Cryptogames vasculaires (*Rhynia*, *Calamophyton*); celles de *Tetrorchidium didymostemon* représentent un petit sore tétrasporangié semblable aux sores de Fougères. Certaines étamines ou paquets d'étamines sont vraisemblablement constitués par des axes secondaires émis par l'axe de la fleur.

b. Certaines étamines sont en réalité, pensons-nous, des axes secondaires ou des « fleurs » élémentaires réduites. La morphologie, l'anatomie, jointes à l'étude des chimères périclines (SATINA et BLAKESLEE), concordent pour attribuer à l'étamine de *Datura* une valeur originelle caulinaire; la morphologie comparée suggère l'hypothèse que les étamines et les pétales de *Cocculus* constituent les restes de fleurs élémentaires réduites; il en serait de même des étamines de Sabiacées.

c. Il serait vain de chercher une définition générale des termes de sépales et pétales; les pièces de la corolle, en particulier, sont issues, suivant les cas, de la transformation d'organes très divers (bractées d'axes secondaires, feuilles portées par l'axe principal ou des axes secondaires, stipules, étamines).

d. L'étude comparative des Euphorbiacées et Dichapétalacées conduit à penser que les pétales bifides et biglandulaires des *Dichapetalum* sont, en réalité, les homologues des appendices glanduleux stipulaires de l'involucre du cyathium des Euphorbes, ce qui justifie la place de ces végétaux auprès des Euphorbiacées.

e. Certaines observations nous ont amené à mettre en doute la valeur générale de la « loi » d'alternance des cycles, jamais contestée depuis qu'EICHLER l'a formulée. La participation, dans la constitution définitive de la « fleur », d'étamines ayant la valeur de fleurs réduites, nées à l'aisselle des bractées transformées en pétales, possibilité mise en évidence, par exemple, au sommet de l'épi des Saururacées et chez les Liliacées, permet de comprendre la nature des rapports de certaines étamines et de certains pétales dans le plan floral, en dehors de la « loi » d'alternance des cycles.

f. Le plan floral de certaines espèces peut présenter de nombreuses variations; celles-ci, on le sait, sont plus fréquentes lorsque la plante est cultivée dans des conditions inhabituelles pour elle. Nous avons fait des observations qui le confirment (*Cornus mas*, *Chrysophyllum Cainito*).

g. L'augmentation de nombre de pièces florales déterminant la pléiomérie peut être le résultat de processus divers :

— coalescences plus ou moins poussées de deux ou, rarement, plusieurs ébauches florales (Cornacées, Sapotacées, Rubiacées); certaines espèces marquent des jalons sur les phyllums d'évolution;

— bipartition d'organes (Graminées);

— intervention d'un nombre d'hélices foliaires plus ou moins grand, celles-ci formant une quantité plus ou moins importante de pièces de nature foliaire;

— intervention d'un nombre plus ou moins élevé de fleurs élémentaires ; ces dernières variations étant sûrement, très souvent, sinon toujours, liées à la physiologie de la plante.

h. Notre étude permet aussi de rendre compte de certaines des difficultés qu'ont éprouvées les auteurs à interpréter les données fournies par l'ontogénie, l'anatomie, la phyllotaxie.

L'ontogénie donne parfois de faux renseignements ; par exemple, la fleur monostaminée des Euphorbiacées apparaît, ontogéniquement, en position terminale, alors que la morphologie comparée montre qu'originellement il ne peut pas en être ainsi, puisqu'elle est une fleur réduite.

L'ontogénie serait impuissante à expliquer la structure du sommet de l'épi des Saururacées, pour lequel la morphologie comparée nous fournit une solution, nous semble-t-il, irréfutable.

L'étude de la phyllotaxie est aussi insuffisante à expliquer la structure des « fleurs » et peut conduire à des interprétations défectueuses.

Il est normal, par exemple, que la phyllotaxie de l'axe végétatif et du calice ne soit pas continuée par des pièces périnthaires portées par les axes secondaires qui participent à la constitution de certaines fleurs, comme c'est le cas chez les Crucifères, les Graminées par exemple. Des pétales d'origine stipulaire (Dichapétalacées, Gentianacées) ne s'insèrent pas dans la phyllotaxie, non plus que des étamines portées par des axes secondaires (Liliacées, Malvacées, Euphorbiacées).

L'insuffisance de l'anatomie, déjà soulignée par de nombreux auteurs, ressort de l'exemple des Saururacées, où l'étamine, ayant la valeur d'une fleur réduite, peut être émise comme une feuille.

En un mot, les résultats des diverses méthodes d'investigation ont donné naissance, dans un certain nombre de cas, à des interprétations erronées ; beaucoup d'auteurs n'avaient pas vu, en effet, que, dans sa simplicité apparente, la « fleur » cache souvent une grande complexité d'organisation.

Souvent, des conclusions concernant les structures florales ont pu être tirées grâce à l'étude des cas dits « tératologiques » ; nous estimons que ceux-ci peuvent toujours jouer un rôle essentiel dans la recherche des voies évolutives des formes végétales et de la nature morphologique des organes de tel ou tel groupe de plante.

Nous avons observé que, dans beaucoup de cas, ces formes, anormales par rapport à celles rencontrées habituellement chez la plante, apparaissent à la suite d'un ébranlement causé soit par l'hybridation, soit par la culture dans des conditions inhabituelles. Ceci nous permet de supposer qu'une non-concordance des facteurs du milieu avec les exigences de la plante à des stades déterminés de son développement provoque chez celle-ci des transformations ; celles-ci peuvent s'inscrire dans l'hérédité et marquer ainsi une étape nouvelle dans l'évolution, ce que l'on observe, par exemple, chez les Tomates. Nous avons pu observer, en outre, que les formes tératologiques ainsi obtenues pouvaient correspondre à des formes normales chez d'autres espèces.

3° Sur la phylogénie des inflorescences et des structures florales.

— Notre étude apporte aussi une démonstration : des structures apparemment identiques peuvent trouver leur origine dans des processus phylogénétiques divers.

On peut multiplier les exemples de ce genre :

Une cyme scorpioïde peut naître de deux sortes de cymes bipares, soit de celle du type *Helleborus*, dont les fleurs en α et β sont régulièrement antidromes, soit de celles du type Pipéracées, où les fleurs d'ordres différents sont antidromes, mais sont homodromes en α et β . Lorsque la cyme unipare scorpioïde est réalisée, il est impossible de déterminer si elle est le produit de l'évolution de l'une ou de l'autre des cymes bipares.

De même, la pléiomérie est due à la mise en œuvre de processus phylogénétiques divers.

On peut suivre chez les fleurs mâles d'Euphorbiacées plusieurs phylums d'évolution aboutissant à la fleur unistaminée, périnthée (*Dalembertia*, *Anthostema*) ou non (*Actinostemon concolor*, *Euphorbia*).

Nous avons signalé, chez les Sabiacées et les Crucifères, deux cas parmi les origines possibles des disques.

Un autre exemple est fourni par les pétales qui sont issus de la transformation soit des feuilles de l'axe floral précédant l'androcée, ce qui est la théorie classique, soit de bractées de fleurs élémentaires, ce qui est suggéré par l'étude des états préfloraux d'Euphorbiacées, Saururacées, Urticacées. Ils peuvent avoir une origine stipulaire, comme chez les Gentianacées (VELENOVSKY) ou les Dichapétalacées, ou bien une origine staminale (DE CANDOLLE), comme c'est le cas, par exemple, chez les Lauracées. Enfin, ils sont portés par des axes secondaires réduits chez les Graminées et chez les Crucifères.

Les étamines, les ovules n'échappent pas à la règle. Ainsi, il existe des ovules dérivant de structures du type Lycopodinée où le macrosporange, homologue du nucelle, est une position épiphyllé sur le macrosporphylle, homologue du tégument. Mais, par contre, chez les Gymnospermes, la position du nucelle est hypophylle. Comment pourrait-on différencier ces deux types d'ovules quand ils ont acquis leur constitution définitive ?

Aussi la multiplicité des chemins suivis, au cours de la phylogénèse, pour aboutir à des structures apparemment identiques semble être une règle d'une valeur générale pour l'ensemble des organes reproducteurs.

* * *

L'ensemble de nos observations confirme admirablement les recherches de L. EMBERGER.

Une structure florale, quelle qu'elle soit, a son origine lointaine dans un système de ramifications qui, au cours de la phylogénèse, a subi des modifications, notamment par la foliarisation, la contraction ou condensation morphologique et les conrescences. Le terme ultime en est une

structure comportant un axe simple sur lequel sont insérées directement des feuilles florales ; c'est la fleur, au sens classique. Mais nos recherches ont montré que beaucoup de structures que nous appelons « fleurs » n'ont pas encore atteint cet état. Elles ne sont pas encore suffisamment contractées et sont encore à l'état d'inflorescence. On sait que L. EMBERGER a désigné ces structures du nom de *préflorales*, terme que nous avons adopté. Elles sont parfois très proches de l'état floral (exemple : Crucifères), ce qui explique que leur vraie nature n'ait pas été reconnue par les auteurs utilisant les méthodes de la morphologie classique.

Les processus de modification des fleurs, concomitants avec leur condensation en inflorescences de plus en plus denses, puis en états préfloraux, peuvent se reproduire plusieurs fois au cours de la phylogenèse, pour aboutir, finalement, à la fleur unique, terminale. A partir de ce moment, la phylogenèse ne peut continuer que par des transformations affectant les organes constituant cette fleur unique.

Les états préfloraux existent aussi bien chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes. Chez les Conifères, les données fournies par les méthodes les plus diverses (paléontologiques, anatomiques, ontogéniques, morphologiques) ont démontré l'existence d'axes secondaires (A_2) plus ou moins réduits, ovulifères, à l'aisselle des bractées du cône femelle. L'étude des archives du passé nous apporte, avec les Gymnospermes paléozoïques, les Cordaïtes, la connaissance d'organisations moins contractées avec axes ovulifères (A_2) bien développés. C'est cette structure qui s'est conservée dans le rameau court femelle de *Ginkgo*, dont l'analyse révèle qu'il est l'homologue d'un cône très lâche, c'est-à-dire encore très peu contracté.

Chez les Angiospermes, des états préfloraux sont parfois facilement identifiables. Qu'on se rappelle la structure de *Lanessania*, constituée par une fleur femelle apérianthée unique, noyée dans un réceptacle sur lequel sont piquées des fleurs mâles très simples ; cet ensemble, dont l'origine à partir d'une inflorescence n'est pas discutable (L. EMBERGER), simule déjà parfaitement une fleur. Nous avons observé un exemple semblable chez les Urticacées (*Droguetia diffusa*).

Déjà le cyathium des Euphorbes est assez contracté pour que certains auteurs comme BAILLON l'assimilent à une fleur.

L'étude comparée des inflorescences d'Euphorbiacées permet de retrouver les diverses étapes de sa genèse dans l'inflorescence très ramifiée de certains *Jatropha*, dans celle, moins lâche, de *Mercurialis ambigua* et de *Monotaxis*, aboutissant aux structures si curieuses des paracyathiums dans la tribu des *Hypomaneæ* et à celle plus contractée d'*Anthostema*, dernière étape avant le cyathium proprement dit.

Dans d'autres cas, il a fallu l'heureuse découverte de cas tératologiques pour jeter la lumière sur des états encore plus contractés, celui des Crucifères (MOTTE), des Malvacées, des Liliacées, par exemple. Il existe sûrement beaucoup d'autres structures comparables qui finiront bien par livrer leur secret. Certaines déjà se laissent deviner : les étamines de *Cocculus*

carolinus, celles des Sabiacées ne sont-elles pas de petites fleurs très réduites ?

Ainsi, de fil en aiguille, voyons-nous apparaître des structures de plus en plus contractées, précédant, dans la phylogenèse, les états floraux proprement dits composés d'un seul axe portant des feuilles modifiées.

Des exemples sont connus où on peut saisir, actuellement, les mécanismes qui président à l'élaboration de l'état floral. Nous en avons cité plusieurs. Rappelons, ici, les *Cephalotaxus*, Cupressacées, Euphorbiacées, Urticacées, Saururacées, etc. Chez les Céphalotaxacées et les Saururacées, on peut suivre, avec une clarté particulièrement grande, les étapes de ces phénomènes.

Nous estimons ne pas devoir nous avancer plus loin sur la base des faits signalés dans cette étude. Nous préférons considérer nos recherches comme l'introduction rationnelle à un nouveau chapitre de notre travail ; dans celui-ci, au lieu de nous contenter de l'observation des faits, nous nous attacherons à les vérifier expérimentalement.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBE (E. C.). — Studies in the phylogeny of the *Betulaceæ*. I. Floral and inflorescence anatomy and morphology (*Bot. Gaz.*, **97**, 1-67, 1935).
- ABBE (E. C.). — Studies in the phylogeny of the *Betulaceæ*. II. Extremes in the range of variation of flower and inflorescence morphology (*Bot. Gaz.*, **99**, 431-469, 1938).
- ABBE (E. C.) et EARLE (T. T.). — Inflorescence floral anatomy and morphology of *Leitneria floridana* (*Bull. Torrey Bot. Club*, **67**, 173-193, 1940).
- ADANSON (M.). — *Famille des plantes*, Paris, 1763.
- AFFOURTIT (M. F. A.) et LA RIVIÈRE (H. C. C.). — On the ribbing of the seeds of *Ginkgo* (*Ann. Bot.*, **29**, 591-595, 1915).
- ALEXANDROV (V. G.). — On the morphology of the grain of Cereals (*C. R. Ac. Sc. U. R. S. S.*, **17**, n° 12, 389-391, 1937).
- ANDERSON (E.) et WINTON (D. DE). — The genetic of *Primula sinensis*. IV. Indication as to the ontogenetic relationships of leaf and inflorescence (*Ann. Bot.*, **49**, 671-688, 1935).
- ANDREWS (H. N.). — Some evolutionary trends in the Pteridosperms (*Bot. Gaz.*, **110**, 13-31, 1948).
- ARBER (A.). — The anatomy of the stamens in certain Indian species of *Parnassia* (*Ann. Bot.*, **29**, 159-160, 1915).
- ARBER (A.). — Studies in the *Gramineæ*. I. The flowers of certain *Bambuseæ* (*Ann. Bot.*, **40**, 447-469, 1926). II. Abnormalities in *Cephalostachyum virgatum* Kurz. and their bearing on the interpretation of the Bamboo flower (*Ann. Bot.*, **41**, 47-74, 1927). III. Outgrowths of reproductive shoot and their bearing on the significance of lodicule and epiblast (*Ann. Bot.*, **41**, 473-488, 1927). IV. 1. The sterile spikelet of *Cynosurus* and *Lamarkia*. 2. Stamen-lodicule in *Schizostachyum*. 3. The terminal leaf of *Gigantochloa* (*Ann. Bot.*, **42**, 173-187, 1928). V. 1. On *Luziola* and *Dactylis*. 2. On *Lygeum* and *Nardus* (*Ann. Bot.*, **42**, 391-407, 1928). VI. 1. *Streptochæta*. 2. *Anomochloa*. 3. *Ichnanthus* (*Ann. Bot.*, **43**, 35-53, 1929). VII. On *Hordeum* and *Pariana*, with notes on « Nepaul Barley » (*Ann. Bot.*, **43**, 407-533, 1929). VIII. On the organization of the flower in the Bamboo (*Ann. Bot.*, **43**, 765-781, 1929).

- ARBER (A.). — Studies in floral morphology. I. On some structural features of the cruciferous flower (*New Phyt.*, **30**, 11-41, 1931). II. On some normal and abnormal Crucifers : with a discussion on teratology (*New Phyt.*, **30**, 172-203, 1931).
- ARBER (A.). — Studies in flower structure. I. On a peloria of *Digitalis purpurea* L. (*Ann. Bot.*, **46**, 929-939, 1932).
- ARBER (A.). — Floral anatomy and its morphological interpretation (*New Phyt.*, **32**, 231-242, 1933).
- ARBER (A.). — Studies in flower structure. II. On the vascular supply to the nectary in *Ranunculus* (*Ann. Bot.*, **50**, 305-319, 1936). III. On the « corona » and andrœcium in certain *Amaryllidaceæ* (*Ann. Bot.*, N. S., **1**, 293-304, 1937).
- ARBER (A.). — The interpretation of the flower : a study of some aspects of morphological thought (*Biol. Rev.*, **12**, 157-184, 1937).
- ARBER (A.). — Studies in flower structure. IV. On the de gynœceum of *Papaver* and related genera (*Ann. Bot.*, N. S., **2**, 649-663, 1938). V. On the interpretation of the petal and « corona » in *Lychnis* (*Ann. Bot.*, N. S., **3**, 337-346, 1939). VI. On the residual vascular tissue in apices of reproductive shoots with special reference to *Lilæa* and *Amherstia* (*Ann. Bot.*, N. S., **4**, 617-627, 1940).
- ARBER (A.). — *The natural philosophy of plant form*, Cambridge, University Press, 1950.
- ARBER (E. A. N.). — Synanthly in *Lonicera* (*Journ. Linn. Soc. Bot. London*, **35**, 463-474, 1903).
- ARBER (E. A. N.) et PARKIN (J.). — On the origin of Angiosperms (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, **138**, 29-80, 1907).
- ARBER (E. A. N.) et PARKIN (J.). — Studies on the evolution of the Angiosperms : the relationship of the Angiosperms to the Gnetales (*Ann. Bot.*, **22**, 489-515, 1908).
- ARNAL (C.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la fleur des Violacées (*Thèse*, Dijon, 1945).
- ARNAL (C.). — Les calices à développement tardif : cas de *Sherardia arvensis* (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, **224**, 1027-1029, 1947).
- ARNOLD (C. A.). — Classification of Gymnosperms from the view point of paleobotany (*Bot. Gaz.*, **110**, 2-12, 1948).
- BACKEBERG (C.). — Rappel de l'origine de la fleur, bourgeon modifié (*Cactus*, **31**, 27-28, 1952).
- BAILEY (W.). — Origin of the Angiosperms. Need for a broadened outlook (*Journ. Arn. Arb.*, **30**, 64-70, 1949).
- BAILLON (H.). — Recherche sur le groupe des Euphorbiacées (*Thèse*, Paris, 1858).
- BAILLON (H.). — Recherches sur l'organogénie du *Callitriche* et sur ses rapports naturels (*Bull. Soc. Bot.*, fasc. 2, 6 p., 1858).
- BAILLON (H.). — Recherches organogéniques sur la fleur femelle des Conifères (*Mém. Ac. Sc.*, 1860).
- BAILLON (H.). — Mémoire sur le développement des fleurs à couronne (*Adansonia*, **1**, 90-103, 1860).
- BAILLON (H.). — Sur des fleurs monstrueuses de *Sinapis arvensis* (*Adansonia*, **3**, 351-353, 1862-1863).
- BAILLON (H.). — Les glumellules de *Guaduella* (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **127**, 1013, 1892).
- BAILLON (H.). — Sur les fleurs de l'*Anomochloa marantoides* (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **130**, 1033, 1892).
- BAILLON (H.). — Les glumellules de *Poa annua* (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **130**, 1034, 1892).
- BAILLON (H.). — Sur les péricarpes libres des Graminées (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **130**, 1036, 1892).
- BAILLON (H.). — Les paléoles du Diss (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **131**, 1043, 1892).
- BAILLON (H.). — Le genre *Beckera* Fres. (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **137**, 1091, 1893).
- BAILLON (H.). — La valeur des glumellules des Graminées (*Bull. Soc. Linn. Paris*, 1893).
- BAILLON (H.). — Sur l'épillet des Flouves (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **135**, 1073, 1893).
- BAILLON (H.). — *Histoire des plantes*. Monographie des Graminées, XII-2, 142-334, Paris, 1893.

- BAILLON (H.). — Les fleurs des *Bouteloua* (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **136**, 1087-1088, 1893).
- BAILLON (H.). — Sur les fleurs de *Bulbine annua* (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **141**, 1118-1119, 1894).
- BAILLON (H.). — L'évolution de l'inflorescence dans les Graminées chez *Zea Mays* (*Bull. Soc. Linn., Paris*, **142**, 1123-1128, 1894).
- BALL (E.). — The shoot apex and normal plant of *Lupinus albus* L. bases for experimental morphology (*Am. Journ. Bot.*, **36**, 440-454, 1949).
- BANCROFT (H.). — A review of researches concerning floral morphology (*Bot. Rev.*, **1**, 77-99, 1935).
- BAUM (H.). — Ueber die postgenitale Verwachsung in Karpellen (*Oester. Bot. Zeits.*, **95**, 86-94, 1948).
- BAUM (H.). — Die Verbreitung der postgenitalen Verwachsung im Gynözeum und ihre Bedeutung für die typologische Betrachtung des coenokarpen Gynözeums (*Oester. Bot. Zeits.*, **95**, 125-128, 1948).
- BAUM (H.). — Der einheitliche Bauplan der Angiospermengynözeen und die Homologie ihrer fertilen Abschnitte (*Oester. Bot. Zeits.*, **96**, 64-82, 1949).
- BAUM (H.). — Structures unifaciales et subunifaciales dans le domaine de l'enveloppe florale et leur utilisation pour l'homologation des sépales et des pétales (*Oester. Bot. Zeits.*, **97**, 1-43, 1950).
- BECHTEL (A.). — The floral anatomy of the Urticales (*Am. J. Bot.*, **8**, 386-410, 1921).
- BELK (E.). — Studies in the anatomy and morphology of the spikelet and flower of the *Gramineæ* (Thesis, Cornell Univ., 1939).
- BENTHAM (G.) et HOCKER (J. D.). — *Genera Plantarum*, vol. III, 1883.
- BERGMAN (H. F.). — Intercarpellary fruits and other central proliferations of the floral *Hibiscus* (*Am. Journ. Bot.*, **19**, 600-604, 1932).
- BERRIDGE (E. M.). — The structure of the female strobilus of *Gnetum gnemon* (*Ann. Bot.*, **26**, 987-992, 1912).
- BERTRAND (P.). — Isolement précoce de tous les grands groupes de végétaux vasculaires (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **84**, 713-720, 1937).
- BERTRAND (P.). — *Les végétaux vasculaires. Introduction à l'étude de l'anatomie comparée*, Paris, 1947.
- BERTRAND (P.) et DEHAY (M.-Ch.). — Quels sont les dispositifs ancestraux, hérités des végétaux dévoniens, qui peuvent avoir subsisté chez les Angiospermes actuelles ? (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **89**, 1942).
- BLAKESLEE (A. F.), SATINA (S.) et AVERY (A. G.). — Utilization of inducel periclinal chimera in determining the constitution of organs and their origin from the three germ layers in *Datura* (*Science*, **91**, 423, 1940).
- BLARINGHEM (L.). — Action des traumatismes sur les plantes ligneuses (*C. R. séances et Mém. Soc. Biol.*, **1**, 945-947, 1905).
- BLARINGHEM (L.). — Anomalies héréditaires provoquées par les traumatismes (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **140**, 378, 1905).
- BLARINGHEM (L.). — *Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité. Mutations et traumatismes*, Paris, Alcan, 1907.
- BLARINGHEM (L.). — Les mutations de la Bourse-à-Pasteur *Capsella heegeri* Solms (*C. viguieri* n. sp.) (*Bull. Sc. Fr. et Belg.*, **44**, 275-319, 1910).
- BLARINGHEM (L.). — Nouvelles recherches sur la production expérimentale d'anomalies héréditaires chez le Maïs. Réponse à M. Griffon (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **58**, 251-260, 1911).
- BLARINGHEM (L.). — Note sur la deuxième communication de M. Griffon relative aux variations du Maïs (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **58**, 576, 1911).
- BLARINGHEM (L.). — Cultures expérimentales des anomalies héréditaires du Maïs de Pennsylvanie (*Zea Mays pennsylvanica* Bonal) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **58**, 299-309, 1911).
- BLARINGHEM (L.). — Le rôle des traumatismes dans la production des anomalies héréditaires (*C. R. Ac. Sc.*, **152**, 1609, 1911).
- BLARINGHEM (L.). — *Les transformations brusques des êtres vivants*, 350 p., Flammarion, Paris, 1911.

- BLARINGHEM (L.). — Production par traumatisme d'une forme nouvelle de Maïs à caryopses multiples (*Zea Mays* var. *polysperma* (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 677, 1920).
- BLARINGHEM (L.). — Les mutations du Maïs (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **10**, 289-328, 1924).
- BLASER (H. W.) et EINSET (J.). — Flower structure in periclinal chimeras of Apple (*Am. Journ. Bot.*, **37**, 297-304, 1950).
- BLEDSE (R. P.). — Multiple kernels in Wheat-ye hybrides (*Journ. of Heredity*, **20**, 1929).
- BODMANN (H.). — Zur Morphologie der Blütenstände von *Euphorbia* (*Oesterr. Bot. Zeits.*, **86**, 241-279, 1937).
- BOKE (N. H.). — Development of the perianth in *Vinca rosea* L. (*Am. Journ. Bot.*, **35**, 413-423, 1949).
- BOKE (N. H.). — Development of the stamens and carpels in *Vinca rosea* L. (*Am. Journ. Bot.*, **36**, 535-547, 1948).
- BONNIER (G.). — Les Nectaires. Étude critique, anatomique et physiologique (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **5**, 5-212, 1878).
- BONNIER (G.). — Anatomie de la Rose à prolifération centrale (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **28**, 328-330, 1881).
- BOUREAU (E.). — La convergence des structures et des formes dans les organes femelles des Cycadées et des Conifères (*Revue Scient.*, **3255**, 137-144, 1946).
- BRAVAIS (L.). — Examen organographique des nectaires (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 2^e série, **18**, 152-184, 1842).
- BRONGNIART. — Sur l'*Anagallis phænicea* (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 3^e série, **2**, 32, 1844).
- BRONGNIART (A.). — Examen de quelques cas de monstruosités végétales propres à éclairer la structure du pistil et l'origine des ovules (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 3^e série, **2**, 20-32, 1844).
- BROOKS (R. M.). — Comparative histogenesis of vegetative and floral apices in *Amygdalus communis*, with special reference to the carpel (*Hilgardia*, **13**, 249-299, 1940).
- BROWN (R.). — Some observations on the natural family of plants called *Compositæ* (*Trans. Linn. Soc.*, **12**, 99, 1918).
- BROWN (W. H.). — The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants (*Proc. Am. Phil. Soc.*, **79**, 549-595, 1938).
- BUCHET (S.). — La concrescence congénitale n'est pas une vue de l'esprit (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **75**, 733-740, 1928).
- BUGNON (P.). — Des bases anatomiques de la théorie de la concrescence congénitale (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **75**, 25-33, 1928).
- BUGNON (P.). — La concrescence congénitale n'est pas encore devenue un fait indiscutable (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **75**, 740-750, 1928).
- BUGNON (P.). — Calicule des Rosacées et concrescence congénitale (*Bull. Soc. Sc. Bretagne*, **6**, 9-20, 1929).
- BURCK (M. W.). — Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées (*Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg*, **3**, part. II, 105-120.).
- BUREAU (Ed.). — Description d'un *Dorstenia* nouveau de l'Afrique équatoriale (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **33**, 70-72, 1886).
- BUVAT (R.). — Transformation du point végétatif de *Myosurus minimus* L. en méristème floral (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **232**, n° 26, 1951).
- BUVAT (R.). — Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11^e série, **13**, 199-300, 16 pl., 1952).
- CELAKOVSKY (L. J.). — Noch ein Versuch zur Deutung der Euphorbien Blüten. (*Flora*, 153-158, 1872).
- CELAKOVSKY (L. J.). — Vergleichende Darstellung der Plazenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen (*Akt. d. kön. böhm. Gesell. d. Win.*, 1876).
- CELAKOVSKY (L. J.). — Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefäßes (*Prings. Jahrb. wiss. Bot.*, **11**, 124-174, 1878).
- CELAKOVSKY (L. J.). — Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dedoublement und die Obdiplostemonie (*Sitz. der. K. böhm. Ges. d. Wiss. Math. Nat. Cl.*, n° 3, 1894, 142 p.).
- CELAKOVSKY (L. J.). — Die Vermehrung der Sporangien von *Ginkgo biloba* L. (*Oester. Bot. Zeits.*, **50**, 229, 1900).

- CHADEFAUD (M.). — Sur les gamétanges des Gymnospermes comparés à ceux des Angiospermes (*Rev. Scient.*, 120, 1941).
- CHADEFAUD (M.). — Le pistil des Bennettitales et l'origine des Angiospermes (*Rev. Sc.*, p. 938-941, 1947).
- CHADEFAUD (M.). — Anomalies et constitution florale chez les Crucifères (*Bull. Soc. Bot.*, 100, 55-59, 1953).
- CHAPARENKO. — Les ancêtres les plus proches de *Ginkgo biloba* (*Trav. Inst. Bot. de l'Ac. Sc. U. R. S. S.*, 1, 2, 1936).
- CHATIN (Ad.). — Sur l'androcée des Crucifères (*Bull. Soc. Bot.*, 8, 372-373, 1861).
- CHATIN (Ad.). — Avortement et retour des appendices floraux à la forme foliacée chez le *Dictamnus fraxinella* (*Rev. Bot.*, 2^e année, 12^e livr., juin 1847).
- CHESTERS (A. E.). — The vascular supply of the bracts of some species of *Anemone* (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, 47, 553-582, 1927).
- CHEVALIER (G.). — Observations sur les squamules de Graminées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11^e série, 123-129, 1949).
- CHODAT et LENDNER. — Remarques sur le diagramme des Crucifères (*Bull. Herbier Boissier*, 5, n° 11, nov. 1897).
- CHOUARD (P.). — Morphogenèse, tératogenèse et évolution. La leçon de quelques exemples. *Colloque international sur l'évolution et la phylogenèse chez les végétaux*, 243-269, Éd. C. N. R. S., 1952.
- CLOS. — *Essai de Tératologie taxinomique*, Toulouse, 1871.
- COULTER (J. M.) et CHAMBERLAIN (C. J.). — *Morphology of Gymnosperms*, Chicago, 1917.
- CREANE (M. B.). — Heredity of types of inflorescence and fruits in Tomato (*Journ. Genet.*, 5, 1-11, 1915).
- CRECHNIKOVA (I. N.). — Morphologie de l'inflorescence du genre *Primula* (*Botanitchesky, Journal, U. R. S. S.*, 36, 1951 ; en russe).
- CROIZAT (L.). — Peculiarities of the inflorescence in the *Euphorbiaceæ* (*Bot. Gaz.*, 103, 771-779, 1941-1942).
- CUENOD (A.). — A propos du calice de la Rose (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, 32, n° 5, 1941).
- CUENOD (A.). — Hypothèse et théorie du « Phyllome » (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, 34, n° 7-89, juillet-décembre 1943).
- DARWIN (Ch.). — *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*, trad. franç. de la 2^e édit. 1860, Barbier, édit., Paris, 1951).
- DARWIN (Ch.). — On the movements and habits of climbing plants (*Journ. Linn. Soc. London*, 9, 1867).
- DAUMANN (E.). — Zur Phylogenie der Diskusbildungen. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien (*Beih. Bot. Centralbl.*, 48, 183-208, 1931).
- DAUMANN (E.). — Zur morphologischen Wertigkeit der Blütennektarien von *Laurus* (*Beih. Bot. Centralbl.*, 48, 209-213, 1931).
- DEBRAUX (G.). — *La feuille isolée en survie. Application à l'étude de quelques problèmes de morphogenèse et d'histogenèse*, Paris, Lesot, 133 p., 1 pl., 1951).
- DE CANDOLLE (A. P.). — *Théorie élémentaire de la botanique*, Paris, 1813.
- DE CANDOLLE (A. P.). — Mémoire sur la famille des Crucifères (*Paris. Mes. Mus. Hist. Nat.*, 7, 1821).
- DE CANDOLLE (A. P.). — *Prodromus systematis naturalis*, Paris, 1825.
- DE CANDOLLE (A. P.). — *Organographie végétale*, 2 vol., Paris, 1827.
- DECROCK (E.). — Anatomie des Primulacées (*Thèse*, Paris, 1901).
- DELPINO (F.). — Applicazione di nuovi criterii per la classificazione della piante (*Mem. R. Accad. Bologna*, 4, 10, 43-75, 1889).
- DENGLER (R. E.). — *Theophrastus : De causis plantarum*, Philadelphia, 1927.
- DEPAPE (G.) et BOREL (A.). — Un *Ginkgo biloba* L. femelle fertile à Lille (*Bull. Soc. Bot. Nord France*, 7, 23-26, 1954).
- DE VRIES (H.). — Sur la culture des fasciations des espèces annuelles et bisannuelles (*Rev. Gen. Bot.*, 11, 136, 1889).

- DE VRIES (H.). — Sur la culture des monstruosités (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **128**, 125, 1899).
- DICKSON (J.). — Studies in floral anatomy. III. An interpretation of the gynæceum in the *Primulaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **23**, 385-393, 1936).
- DÖLL. — *Orizææ* und *Phalaridææ*, in *Flora brasiliensis* (Martins), fasc. 51, 1871.
- DOUGLAS (G. E.). — Studies in the vascular anatomy of the *Primulaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **23**, 199-212, 1936).
- DUCHARTRE (P.). — Observations sur l'organogénie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre (*Ann. Sc. Nat.*, 3^e série, **2**, 279-297, 1844).
- DUCHARTRE (P.). — Observations sur l'organogénie de la fleur dans les plantes de la famille des Malvacées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 3^e série, **4**, 123-150, 1845).
- DUTAILLY (M. G.). — La ligule des Graminées (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **26**, 170-173, 1878).
- DUTAILLY (M. G.). — Sur la préfeuille des Graminées (*Bull. Soc. Linn. Paris*, **27**, 213-214, 1879).
- DUVAL-JOUVE. — Note sur les caractères que les arêtes et les feuilles peuvent fournir pour la division en sections du genre *Avena* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **10**, 50-55, 1863).
- EAMES (A. J.). — The role of flower anatomy in the determination of Angiosperm phylogeny (*Proc. Inst. Congr. Pl. Sc. Ithaca 1926*, **1**, 423-427, 1929).
- EICHLER (A. W.). — *Blüthendiagramme*, Leipzig, 1875-1878.
- EMBERGER (L.). — *Eléments de Morphologie florale*, Paris, 102 p., 1931.
- EMBERGER (L.). — Recherches sur la fleur des Polygonacées (*Rev. Gén. Bot.*, **51**, 581-599, 1939).
- EMBERGER (L.). — Sur les Ptéridospermées et les Cordaïtales (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **89**, 201-202, 1942).
- EMBERGER (L.). — Le sporange et la foliole sporangifère de Fougères (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **89**, 69-80, 1942).
- EMBERGER (L.). — L'homologie des organes reproducteurs femelles de *Ginkgo biloba* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **89**, 243-244, 1942).
- EMBERGER (L.). — Observations sur la méiomérie de *Colchicum autumnale* L. et sur l'origine de la corolle et des fleurs à androcée épipétale (*Rec. Tr. Inst. Bot. Montpellier*, **1**, 4-15, 1944).
- EMBERGER (L.). — *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Eléments de paléobotanique et de morphologie comparée*, Masson et C^{ie}, Paris, 1944.
- EMBERGER (L.). — La position systématique de *Ginkgo biloba* (*C. R. séances Acad. Sc. Paris*, **229**, 961-963, 1949).
- EMBERGER (L.). — Les Préphanérogames (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11^e série, 131-144, 1949).
- EMBERGER (L.). — L'origine de la fleur (*Experientia*, vol. VII-5, 161-168, 1951).
- EMBERGER (L.). — La valeur morphologique et l'origine de la fleur (à propos d'une théorie nouvelle) (*Colloque international sur l'évolution et la phylogenèse chez les végétaux*, 279-360, Éd. C. N. R. S., Paris, 1952).
- EMBERGER (L.) et PARÈS (M^{lle} Y.). — La structure vasculaire de *Trichomanes meoides* Wild. (*Rec. Tr. Inst. Bot. Montpellier*, fasc. 6, 43-49, 1952).
- EMERSON (R. A.). — Inheritance of certain « abnormalities » in Maize (*Am. Breed Assoc. Rept.*, **8**, 385-399, 1912).
- FAGERLIND (F.). — Strobilus und Blüte von *Gnetum* und die Möglichkeit aus ihrer Struktur den Blütenbau der Angiospermen zu deuten (*Arkiv. Bot. Sveridge*, **33**, 57, 1946).
- FAVRE-DUCHARTRE (M.). — Sur le comportement des ovules de *Ginkgo biloba* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **90**, 111-116, 1943).
- FAVRE-DUCHARTRE (M.). — Polyprothallie chez *Ginkgo biloba* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **92**, 26-28, 1945).
- FEDOROV (Al. A.). — Les anomalies de quelques Composées et leur signification pour la compréhension des voies de formation des inflorescences de la famille des Composées (*Botanicheskii Journal*, **35**, 148-161, 1950 ; en russe).

- FEDOROV (Al. A.). — Le caractère progressif des anomalies dans la structure de la fleur de *Lonicera alberti* Rgl. (*Botanicheskii Journal*, **36**, 1950 ; en russe).
- FELDHOFEN (E.). — Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotylen (*Beih. Bot. Centralbl.*, **50**, 459-634, 1939).
- FERRE (Y. DE). — La signification des formes de jeunesse dans l'étude de l'évolution (*Colloque international sur l'évolution et la phylogénèse chez les végétaux*, 193-204, Éd. du C. N. R. S., Paris, 1952).
- FLORIN (R.). — Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales (*Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Tredje serien, **10**, n° 1, 588 p., Stockholm, 1931).
- FLORIN (R.). — Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms (*Paläontographica*, **85**, Abt. B, 365-729, 1944).
- FLORIN (R.). — On *Nothotaxus*, a new genus of the *Taxaceæ*, from eastern China (*Acta Horti Berg.*, **14**, n° 9, 385-395, 1948).
- FLORIN (R.). — On the morphology and relationships of the *Taxaceæ* (*Bot. Gaz.*, **110**, 31-39, 1948).
- FLORIN (R.). — The morphology of *Trichopitys heteromorpha* Sap., a seed plant of paleozoic age, and the evolution of the female flowers in the *Ginkgoinæ* (*Acta Horti Berg.*, **15**, n° 5, 79-109, 1949).
- FLORIN (R.). — Evolution in Cordaites and Conifers (*Acta Horti Berg.*, **15**, n° 11, 285-385, 1951).
- FLORIN (R.). — Évolution et classification des Gymnospermes (*Colloque international sur l'évolution et la phylogénèse chez les végétaux*, 99-106, C. N. R. S., Paris, 1952).
- FREMY (P.). — Notes de tératologie végétale (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, VII-9, 73-74, 1926-1927).
- FUJII (K.). — On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba* (*Bot. Mag. Tokyo*, **10**, 7-8, 13-15 et 104-110, 1896).
- GAJEWSKI (W.). — Some observations on disturbances of floral development in *Geum* species and hybrids (*Acta Sc. Botan. Polon.*, **22**, 587-604, 1953).
- GAUSSEN (H.). — *Les Gymnospermes actuelles et fossiles*, 4 fasc. parus, Toulouse, 1940-1952.
- GAUSSEN (H.). — Interprétation de l'écaille du cône chez les Conifères (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 731, 1948).
- GAUSSEN (H.). — La notion de surévolution (*Ann. Biol.*, **28**, 295-300, 1952).
- GAUSSEN (H.). — L'évolution pseudocyclique (*Colloque international sur l'évolution et la phylogénèse chez les végétaux*, 207-220, Éd. C. N. R. S., Paris, 1952).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — Réaction de croissance et évolution histologique des pièces périnthaires isolées de la fleur de *Lilium candidum* (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **229**, 137, 1949).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — Conservation et réactions des pièces périnthaires et sexuelles des *Lilium candidum* isolés en milieu aseptique (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **231**, 69-70, 1950).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — La fleur de *Lilium candidum* L. et la théorie de la métamorphose foliaire ; observations et recherches expérimentales (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **231**, 1542, 1950).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — Réaction des pièces florales isolées du *Lilium candidum* (*Comm. au Congr. Int. de Bot. de Stockholm*, 1950).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — L'unité du plan de composition foliaire et florale chez les *Rosa* et les théories de la fleur (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **232**, 430, 1951).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — Éléments d'une modernisation et d'une justification de la théorie de la métamorphose foliaire (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **233**, 1660, 1951).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — Principes de l'identification des sporophylles chez les Angiospermes (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **233**, 2352, 1951).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — Néof ormation de fleurs imparfaites à partir des pièces florales de *Lilium candidum* L. cultivées aseptiquement. Signification de l'inflorescence des Monocotylédones (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **233**, 1057-1059, 1951).

- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — L'étude expérimentale de l'évolution des plantes supérieures par les substances formatives et l'induction de la gamophyllie (*C. R. Trav. Lab. Biol. Vég. Fac. Sc. Poitiers*, n° 2, 1-3, 1952).
- GAVAUDAN et DEBRAUX (G.). — Nouvelles remarques sur la gamophyllie expérimentale naturelle (*C. R. Trav. Lab. Biol. Vég. Fac. Sc. Poitiers*, n° 3, 1-7, 1952).
- GAVAUDAN, DEBRAUX (G.) et BONNENFANT (A.). — La gamocotylie expérimentale (*C. R. Trav. Lab. Biol. Vég. Fac. Sc. Poitiers*, n° 4, 1953).
- GAZET DU CHATELIER (G.). — Le diagramme de la fleur des Crucifères (*Rec. Tr. de l'Inst. Bot. Montpellier*, fasc. 2, 5-9, 1941).
- GAZET DU CHATELIER (G.). — Recherches sur les Sterculiacées (*Thèse*, Montpellier, 1940).
- GERBER (C.). — Étamines carpellisées de la Giroflée (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **139**, 219-221, 1904).
- GERBER (C.). — Interprétation anatomique de la fleur des Crucifères (*C. R. Soc. Biol. Paris*, **98**, 624-626, 1905).
- GERBER (C.). — Le phyllome pétalique de la Giroflée (*C. R. Soc. Biol. Paris*, **98**, 722-723, 1905).
- GLUCK (H.). — *Blatt-und Blüten-morphologische Studien*, 1919.
- GODRON (D.-A.). — Description d'une monstruosité observée sur la fleur de plusieurs Crucifères (*Mém. Soc. Roy. Sc., Lettres et Arts de Nancy*, 79, 1845).
- GODRON (D.-A.). — Mémoire sur l'inflorescence des Crucifères (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **5**, 2, 281-305, 1864).
- GODRON (D.-A.). — Mélanges de tératologie végétale (*Mém., Soc. Nat. Sc. Cherbourg*, **16**, 81-127, 1871-1872).
- GODRON (D.-A.). — Nouveaux mélanges de tératologie végétale (*Mém. Soc. Nat. Sc. Cherbourg*, 2^e série, 8, 318, 1874).
- GEBEL (K.). — *Organography of Plants*, Oxford, 1900-1905.
- GEBEL (K.). — *Organographie der Pflanzen*, 2, Aufl. 3, 2, Jena, 1923.
- GEBEL (L.). — Blütenbildung und Sprossgestaltung (*Organographie der Pflanzen*, 2, Jena, 1931).
- GEBEL (K.). — *Organographie der Pflanzen. 3. Samenpflanzen*, Jena, 1933.
- GËTHE (J. W.). — *Verusch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*, Gotha, 1790.
- GRÉGOIRE (V.). — La valeur morphologique des carpelles dans les Angiospermes (*Bull. Ac. Roy. Belg.*, **5**, 17, 1286-1302, 1931).
- GRÉGOIRE (V.). — Les anomalies florales des *Primula* et la valeur du placenta central (*Ann. Soc. Sc. Bruzelles*, **60**, 297-301, 1935).
- GRÉGOIRE (V.). — Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **32**, 453-466, 1935).
- GRÉGOIRE (V.). — La notion de sporophylle et les organes floraux des Angiospermes (*C. R. Congrès Intern. Bot. Amsterdam*, II, 124, 1935).
- GRÉGOIRE (V.). — La morphogenèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le Carpelle (*La Cellule*, **47**, 287-452, 1938).
- GRELLOT (P.). — Recherches sur le système libéro-ligneux floral des gamopétales bicarpellées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **8**, 5, 1-154, 1897).
- GREW (N.). — *The anatomy of plants. With an idea of a philosophical history of plants*, 170 p., London, 1682.
- GROHMANN (G.). — *Blütenmetamorphosen. Metamorphosen in Pflanzenreich*, Dresden, 1937.
- GUILLAUD (M.). — Sur la préfeuille des Graminées (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 7^e série, 7, 1924; 7^e série, 8, 1925).
- GUNDERSEN (A.). — Flower bud and phylogeny of Dicotyledons (*Bull. Torrey Bot. Club*, **66**, 287-295, 1939).
- HABER (J. M.). — The anatomy and the morphology of the flower of *Euphorbia* (*Ann. Bot.*, **39**, 657-707, 1925).
- HACKEL (E.). — *Gramineæ*, in *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (ENGLER et PRANTL), II, 2, 1887.

- HAGERUP (O.). — Vergleichende morphologische und systematische Studien über die Ranken und andere vegetative Organe der Cucurbitaceen und Passifloraceen (*Dansk Botanisk Arkiv*, **6**, n° 8, 1930).
- HAGERUP (O.). — Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen (*Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Med.*, **10**, 7, Kobenhavn, 1933).
- HAGERUP (O.). — On the origin of some Angiosperms through the Gnetales and the Coniferales. III. The gynæceum of *Salix cinerea* (*Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Med.*, **14**, 1-34, 1938). IV. The gynæceum of *Personatæ* (*Det. Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Med.*, **15**, 1-39, 1939).
- HALKET (A. C.). — On the occurrence of abnormal flowers of *Nasturtium officinale* R. Br. (*New. Phyt.*, **91**, 284-286, 1932).
- HALLIER (H.). — L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique (*Arch. Néerl.*, **3**, B, I, 146-234, 1912).
- HAMSHAW (T. H.). — The old morphology and the new (*Proc. Linn. Soc. London*, **145**, 17-32, 1932-1933).
- HAMSHAW (T. H.). — The early évolution of the Angiosperms (*Ann. Bot. Lond.*, **44**, 647-672, 1931).
- HAMSHAW (T. H.). — The nature and origine of the stigma. A contribution towards a new morphological interpretation of the angiosperm flower (*New Phyt.*, **33**, 173-198, 1934).
- HAMSHAW (T. H.). — On the concept of plant morphology (*New Phyt.*, **34**, 113-121, 1935).
- HAMSHAW (T. H.). — Floral morphology in the light of palæobotanical knowledge (*Proc. Sixth. Int. Bot. Congress*, Amsterdam, 2, 122, 1935).
- HAMSHAW (T. H.). — Palæobotany and the origin of the Angiospermæ (*Bot. Rev.*, **2**, 397-418, 1936).
- HAMSHAW (T. H.). — Pteridosperm evolution and the Angiospermæ (*C. R. II^e Congr. Strat. Carbonif. Heerlen*, **3**, 1311-1321, 1938).
- HAMSHAW (T. H.). — Palæobotany and floral morphology (*C. R. II^e Congr. Strat. Carbonif. Heerlen* (1935) **3**, 1323-1333, 1938).
- HAMSHAW (T. H.). — The quest for the primitive flower (*Naturalist*, p. 43-52, Févr. 1939).
- HAMSHAW (T. H.). — The history of plant form (*Pres. Addr. Brit. Assoc. Adv. Sc.*, p. 243-254, 1947).
- HANF (M.). — Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste (*Beih. Bot. Centralbl.*, **54**, 99-141, 1935).
- HARRIS (T. M.). — The ancestry of the Angiosperms (*Proc. Sixth. Int. Bot. Congress*, Amsterdam, 2, 230-231, 1935).
- HARTOG (M. M.). — On the floral organogeny and anatomy of *Brownea* and *Saraca* (*Ann. Bot.*, **2**, 309-319, 1888).
- HEINRICHER (E.). — Beiträge zur Morphologie der Primulaceen Blüten. (*Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **50**, 304-316, 1932).
- HEINRICHER (E.). — Zur Frage nach dem Bau der Primulaceen-Plazenta (*Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **51**, 4-7, 1933).
- HEITZMAN. — Ein Beitrag zur Kenntniss der anatomischen Verhältnisse im Bau von *Cyclamen persicum* Mill. (*Bull. Ac. Polon. Sc. et Lettres*, série B, 1924).
- HENSLOW (G.). — On the origin of floral aestivations with notes on the structure of the cruciferous flower on that of *Adoxa*, and on the corolla of *Primula* (*Trans. Linn. Soc. London*, série 2, **1**, 177-196, 1880).
- HENSLOW (G.). — On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers (*Journ. Linn. Soc. London Bot.*, **28**, 151-197, 1890).
- HILL (Th. G.). — The structure and developement of *Triglochin maritimum* L. (*Ann. Bot.*, **14**, 82-1107, 1900).
- HIRMER. — Die Dentung d. weibl. Blütenzapfens der *Coniferæ* (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **50**, 47-52, 1932).

- HIERONYMUS (G.). — Einige Bemerkungen über die Blüthe von *Euphorbia* und zur Deutung sogenannter Axillar-Antheren (*Bot. Zeit.*, **30**, 169-175, 185-188, 201-214, 1872).
- HOCQUETTE (M.). — Interprétation de la fleur des Angiospermes (*Biol. Jaarb. Belg.*, **15**, 38-48, 1948).
- HORNE (A. S.). — A contribution to the study of the evolution of the flower, with special reference to the *Hamamelidaceæ*, *Caprifoliaceæ* and *Cornaceæ* (*Trans. Linn. Soc. London*, **8**, 239-309, 1914).
- HORT (A.). — *Theophrastus-Enquiry into Plants*, London, 1916.
- HUTCHINSON (J.). — Evolution of the involucre of bracts in the family *Saururaceæ* (*Proc. Linn. Soc. London*, p. 54, 1934-1935).
- HY (M.-F.). — Les inflorescences en botanique descriptive (*Rev. Gén. Bot.*, **6**, 385, 1894).
- IMAI (Y.). — Is fasciated a frequently mutating character ? (*Bot. Gaz.*, **90**, 116-118, 1930).
- JEIMQUIST (H.). — Studies on the floral morphology and phylogeny of the *Amentiferæ* (*Bot. Not.*, suppl. 2, 1-171, 1948).
- JOSHI (A. C.). — Morphological interpretation of floral anatomy (*Nature*, **132**, 822-823, 1933).
- JOSHI (A. C.). — Criticism of Dr. Thomas's recent hypothesis on the nature of the angiospermous carpel (*Journ. Bot.*, **73**, 286-294, 1935).
- JOSHI (A. C.). — The conservative character of vascular system : comparative anatomy of normal and pentaphyllous bicarpellary flowers of *Gagea fascicularis* (*Ann. Bot.*, **4**, 664-669, 1940).
- JOSHI (A. C.), RAO (V.) et SITARAMA. — Vascular anatomy of the flowers of four *Nyctaginaceæ* (*Journ. Ind. Bot. Soc.*, **13**, 169-186, 1934).
- JUSSIEU (ADR. DE). — Considérations sur la famille des Euphorbiacées (*Mém. Mus. Hist. Nat. Paris*, **10**, 317-355, 1824).
- JUST (Th.). — Gymnosperms and the origin of Angiosperms (*Bot. Gaz.*, **110**, 91-103, 1948-1949).
- JUST (Th.). — Origine et évolution de la fleur (*Colloque international de l'évolution et la phylogénèse chez les végétaux*, Éd. du C. N. R. S., Paris, 1952).
- KARSTENS (W. K. H.). — Variability of the female reproduction organ on *Ginkgo biloba* (*Blumea*, **5**, 532-553, 1945).
- KASAPLIGIL (B.). — Morphological and ontogenetic studies of *Umbellularia californica* Nutt. and *Laurus nobilis* L. (*Univ. Californ. Publ. in Bot.*, **25**, 115-240, 1951).
- KAUSSMANN (B.). — Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch, Blumen- und Staubblätter (*Bot. Arch.*, **42**, 503-572, 1941).
- KANNA (L. P.). — Abnormal flowers of Mustard (*Brassica alba*) (*New Phyt.*, **30**, 73-75, 1931).
- KING (J. R.). — Morphological development of the fruit of the Olive (*Hilgardia*, **11**, 437-454, 1938).
- KLEIN (J.). — Der Bau der Cruciferenblüte auf anatomischer Grundlage (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **12**, 18-24, 1894).
- KLEIN (J.). — Staminodienartige Bildung bei *Dentaria bulbifera* (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **19**, 421-428, 1901).
- KONOVALOV (J. N.). — Des causes de l'apparition de la prolifération des fleurs envisagées du point de vue du développement stadial (*C. R. Ac. Sc. U. R. S. S.*, **66**, 1949; en russe).
- KOUPERMAN (F. M.). — Essai de modification dirigée de l'épi d'Orge sur la base de l'analyse stadiale des conditions de développement (*Sélection et Séminiculture*, **5** [199], 11-22, 1950; en russe).
- KOZO-POLJANSKI (B.). — On some « third » conceptions in floral morphology (*New Phyt.*, **35**, 479-492, 1936).
- KOZO-POLJANSKI (B.). — On the nature of the flower of Angiosperms (*Acta Univ. Kornejiensis*, 1936-1939).
- KOZO-POLJANSKI (B.). — Tératologie de la fleur et les nouvelles questions concernant sa théorie (*Botanicheskii Journal*, **6**, 1950; en russe).

- KOZO-POLJANSKI (B.). — Contre l'idéalisme dans la morphologie des plantes (*Botanicheskii Journal*, **36**, n° 2, p. 115-128, 1951; en russe).
- LAM (H. J.). — A new system of the *Cormophyta* (*Blumea*, **6**, 282-289, 1947-1948).
- LAM (H. J.). — Classification and the new morphology (*Acta Biotheoretica*, **8**, 107-154, 1948).
- LAM (H. J.). — Stachyosporry and phyllosporry as factors in the natural system of the *Cormophyta* (*Sv. Bot. Tidsk.*, **44**, 517-534, 1950).
- LAM (H. J.). — L'évolution des plantes vasculaires. (*Colloque international sur l'évolution et la phylogenèse chez les végétaux*, Éd. C. N. R. S., 57-84, Paris, 1952).
- LAMARCK (N.). — *Encyclopédie méthodique*, 1886.
- LAMARLIÈRE (L.-G. DE). — Sur la production expérimentale des tiges et d'inflorescences fasciées (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **128**, 160-161, 1899).
- LARBAUD (M.). — Modifications causées par le climat alpin dans la morphologie et l'anatomie florales (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, X, **5**, 193-319, 1923).
- LAUBENGAYER (R. A.). — Studies in the anatomy and morphology of the polygonaceous flower (*Am. Journ. Bot.*, **24**, 329-343, 1937).
- LAUMONT (P.) et ERROUX (J.). — Observations tératologiques sur l'Orge (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, **20**, 263-268, 1935).
- LAWALREE (A.). — Histogenèse florale et végétative chez quelques Composées (*La Cellule*, **52**, 215-294, 1948).
- LEANDRI (J.). — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar (IV) (*Notulæ system.*, **9**, 156-188, 1941).
- LECOMTE (H.). — Les articulations florales (*Arch. Mus.*, Paris, 5, 2, 121-244, 1910).
- LEFORT (M.). — Contribution à l'étude de quelques Convolvulacées tropicales (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11^e série, **12**, 195-216, 1952).
- LEIGHTY (C.) et SANDO (W. J.). — Pistillody in Wheat flowers (*Journal of Heredity*, **15**, 263-268, 1924).
- LIGNIER (O.). — Fleurs prolifères de Crucifères (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1896).[†]
- LIGNIER (O.). — Explications de la fleur des Crucifères d'après l'anatomie (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **122**, 675-678, 1896).
- LIGNIER (O.). — Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 6^e série, **4**, 34-62, 1903).
- LIGNIER (O.). — La fleur des Gnétacées (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 5^e série, **7**, 55, 1903).
- LIGNIER (O.). — Le fruit des Bennettitiniées et l'ascendance des Angiospermes (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **55**, mém. 13, 1908).
- LINDLEY (J.). — *The vegetable kingdom*, 2^e édit., 1847.
- LINDSEY (A. A.). — Floral anatomy in the *Gentianaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **27**, 640-652, 1940).
- LINK (H. F.). — *Elementa philosophiæ botanicæ*, 2^e éd., t. I, 1837.
- LYSSENKO (T.). — *Agrobiologie*, édition en français des principales publications de l'auteur, 661 p., 1953.
- MAHESHWARI (P.). — Contributions to the morphology of *Boerhaavia diffusa* (*Journ. Ind. Bot. Soc.*, **8**, 219-234, 1929).
- MAJUMDAR (G. P.). — The organization of the shoot of *Heracleum* in the light of development (*Ann. Bot.*, N. S. **6**, 49-81, 1942).
- MAJUMDAR (G. P.). — Growth unit or the phytom in Dicotyledons with special reference to *Heracleum* (*Bull. Bot. Soc. Bengal.*, 61-66, 1947).
- MALPIGHI (M.). — *Anatome Plantarum*, London, 1875-1679.
- MANSFELD (R.). — Beiträge zur Morphologie des *Euphorbia* Cyathiums (*Ber. Deutsch Bot. Gesell.*, **46**, 674-677, 1928).
- MARCHAND. — Monstruosités végétales (*Adansonia*, **4**, 150-175, 1863-1864).
- MARTEL (E.). — Note sur le diagramme floral des Crucifères et des Fumariacées (*Journ. Bot.*, **12**, 30-31, 1898).
- MARTENS (P.). — Note sur la valeur morphologique des organes floraux et les conceptions de V. Grégoire (*Colloque international sur l'évolution et la phylogenèse chez les végétaux*, Éd. du C. N. R. S., 146-147, Paris, 1952).

- MARTIN-SANS (E.). — Quelques anomalies végétales (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **56**, 406-410, 1927).
- MASTERS (M. T.). — On some points in the morphology of the Malvales (*Journ. Linn. Soc. London*, **10**, 1868).
- MASTERS (M. T.). — *Vegetable teratology, an account of the principal deviation from the usual construction of plants*, London, 1869.
- MASTERS (M. T.). — Contribution to the natural history of the *Passifloraceæ* (*Trans. Linn. Soc. London*, **27**, 593-645, 1871).
- MASTERS (M. T.). — Remarks on the « superposed » arrangement of the flower (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, **15**, 456-478, 1877).
- MASTERS (M. T.). — On some points in the morphology of the *Primulaceæ* (*Trans. Linn. Soc. London*, **2-1**, 285-300, 1878).
- MASTERS (M. T.). — *Pflanzen-Teratologie übersetzt von V. Dammer*, Leipzig, 1886.
- MATTFELD (J.). — Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **56**, 86-116, 1938).
- MATTHEWS (J.). — Floral morphology and its bearing on the classification of Angiosperms (*Trans. Bot. Soc. Edinb.*, **105**, 69-82, 1941).
- MEYER (G.). — Note on the floral morphology of *Mabea* (*Rec. Tr. Bot. Néerl.*, **42**, 65-69, 1949-1950).
- MEZ (Carl). — Morphologie und Serodagnostik, erläutert an Blüte und Blütenstand, vom Irreversibilitätsgesetz ausgesehen (*Botanisches Archiv*, **38**, 86-104, 1937).
- MICHAELIS (P.). — Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen (*Botan. Abh. herausg. v. K. Gæbel*, **3**, Jena, 1924).
- MIEGE (E.). — Sur la descendance et la constitution des lignées à fleurs polycarpiques dans un hybride de *Triticum vulgare* H. (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **x**, **18**, 95-103, 1936).
- MIKI (S.). — The origin of *Najas* and *Potamogeton* (*The Bot. Mag. Tokyo*, **51**, 472-480, 1937).
- MILLER (W. L.). — Staminate flower of *Echinocystis lobata* (*Bot. Gaz.*, **88**, 262-284, 1929).
- MOHL (Hugo). — *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen*, Tübingen, 1827.
- MOLLIARD (M.). — Sur le déterminisme du sexe chez le Chanvre (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **125**, 792-795, 1897).
- MOLLIARD (M.). — De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre (*Rev. Gén. Bot.*, **10**, 321-335, 1898).
- MOLLIARD (M.). — Cas de virescence et de fasciation d'origine parasitaire (*Rev. Gén. Bot.*, **12**, 323-327, 1900).
- MOLLIARD (M.). — Modifications sexuelles chez le *Picea morinda* (*Rev. Gén. Bot.*, **26**, 454-457, 1914).
- MOQUIN-TANDON (A.). — *Éléments de Tératologie végétale*, Paris, 1841.
- MOQUIN-TANDON (A.) et WEBB. — Considération sur la fleur des Crucifères (*Mém. Ac. de Toulouse*, **5**, 364, 1849).
- MOTTE (J.). — *Monstruosités florales concernant particulièrement les nectaires chez une Crucifère de la tribu des Hesperideæ*, publ. C. N. R. S., Alger, 1944.
- MOTTE (J.). — Une nouvelle interprétation du diagramme des Crucifères (*Rec. Tr. Inst. Bot. Montpellier*, **2**, 10-14, 1946).
- MOTTE (J.). — Fleurs dimères de *Papaver setigerum* et leur interprétation diagrammatique dans le cadre des Rhœadales (*C. R. Ac. Sc., Paris*, **227**, 143-145, 1948).
- MULLER (J.). — Bestätigung der R. Brown'schen Ansicht über das Cyathium der Euphorbien (*Flora*, 65-71, 1872).
- MURBECK (S. V.). — Ueber die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte (*Lunds Univ. Arssk. N. F.*, **2**, **11**, 3, 1914).
- NAGELI (C.). — Botanische Beiträge (*Linnea*, **16**, 227-285, 1842).
- NAST (C. G.). — The comparative morphology of the *Winteraceæ*. VI. Vascular anatomy of the flowering shoot (*Journ. Arn. Arb.*, **25**, 454-466, 1944).
- NAUDIN (C.). — Observations relatives à la nature des vrilles et à la structure de la fleur chez les Cucurbitacées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **IV**, **4**, 5-19, 1855).

- NEUMAYER (H.). — Die Geschichte der Blüte (*Abh. Zool. Bot. Ges. in Wien*, **14**, 1924).
- NICOLAS (G.). — Androcée des Crucifères (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, 1919).
- NICOLAS (G.). — Notes phytotératologiques (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **50**, 116-119, 1922).
- NICOLAS (G.). — Notes phytotératologiques (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **57**, 86-90, 1928).
- NICOLAS (G.). — Les virescences. Considérations générales et observations personnelles (*Mém. Ac. Sc. Toulouse*, 257-269, 1931).
- NICOLAS (G.). — Notes phytotératologiques (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **75**, 233-242, 1940).
- NICOTRA. — Sulla simetria florale della Crucifere (*Rendic. Congr. Bot. Palermo*, p. 32-34, 1902).
- NORRIS (T.). — Torus anatomy and nectary characteristics as phylogenetic criteria in the Rhœadales (*Am. Journ. Bot.*, **28**, 101-113, 1941).
- NOZERAN (R.). — Les rameaux courts reproducteurs de *Ginkgo biloba* (*Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier*, 4^e fasc., 58-65, 1951).
- NOZERAN (R.). — Les inflorescences de *Cephalotaxus*. Comparaison avec des cônes androgynes de Pinacées (*Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier*, 4^e fasc., 65-68, 1951).
- NOZERAN (R.). — Les cônes femelles des *Juniperus* et l'inflorescence mâle de *Cephalotaxus* (*Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier*, 4^e fasc., 68-76, 1951).
- NOZERAN (R.). — L'inflorescence et l'appareil de fixation des Passifloracées (*Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier*, 5^e fasc., 54-61, 1952).
- NOZERAN (R.). — Sur quelques fleurs mâles d'Euphorbiacées (*Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier*, 6^e fasc., 99-114, 1953).
- OKIMOTO (M. C.). — Anatomy and histology of the Pine-apple inflorescence and fruit (*Bot. Gaz.*, **110**, 217-231, 1948-1949).
- OUSTINOVA (E. I.). — L'anomalie dans la structure des inflorescences et des fleurs d'*Allium* (*Botanicheskiï Journal*, **28**, 142-145, 1953 ; en russe).
- PANKOWA. — A propos de formations tératologiques chez *Primula sinensis* (*Botanicheskiï Journal*, **30**, 581-594, 1950 ; en russe).
- PARKIN (J.). — The strobilus theory of angiospermous descent (*Proc. Linn. Soc.*, **135**, 51-63, 1922-1923).
- PARKIN (J.). — The origin of flowering plants (*Garden Chron.*, 92-158, 1932).
- PARKIN (J.). — The classifical flower and some modern views (*C. R. Congr. Intern. Bot. Amsterdam*, **1**, 234-239, 1935).
- PARKIN (J.). — The protrusion of the connective beyond the anther and its bearing on the evolution of the stamen (*Phytomorph.*, **1**, 1-8, 1951).
- PARROT (A. G.). — Fleurs anormales de Primevère (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **98**, 102-104, 1951).
- PAX. — *Allgemeine Morphologie der Pflanzen*, Stuttgart, 1890.
- PAX. — Die Phylogenie der Euphorbiaceæ (*Bot. Jahrb. f. Systematik*, **59**, 129, 1924).
- PAYER. — *Thèse sur la famille des Malvacées*, Paris, 1852.
- PAYER (J.-B.). — *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, Paris, 1857.
- PEDERSEN. — Sur le développement du cyathium de l'Euphorbe (*Bot. Tidss.*, **3**, 157, 1873-1874).
- PENZIG (O.). — Studi morfologici sui cereali. I. Anomalie osservate nella *Zea Mays* (Frumentone) (*Boll. Staz. Agr. Modena*, N. S. **4**, 1-16, 1884).
- PENZIG (O.). — *Pflanzen Teratologie*, 2 Aufl., Berlin, 1921-1922.
- PFEFFER. — Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen (*Pringsh. Jahr. f. w. Bot.*, **8**, 1869).
- PHILIPSON (W. R.). — The morphology of the lemna in Grasses (*New Phyt.*, **33**, 359-371, 1934).
- PHILIPSON (W. R.). — The development and morphology of the ligule in grasses (*New Phyt.*, **34**, 310-325, 1935).
- PHILIPSON (W. R.). — Studies in the development of the inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. (*Ann. Bot. N. S.* **10**, 257-270, 1946).

- PHILIPSON (W. R.). — Studies in the development of the inflorescence. II. The capitula of *Succisa pratensis* Moench. and *Dipsacus fullonum* L. (*Ann. Bot.*, N. S. 11, 285-297, 1947).
- PHILIPSON (W. R.). — Some observations on the apical meristems of leafy and flowering shoots (*Journ. Linn. Soc.*, **53**, 187-193, 1947).
- PHILIPSON (W. R.). — The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons (*Biol. Rev.*, **24**, 21-50, 1949).
- PILGER (R.). — Beiträge zur Kenntnis der monöischen und diöischen Gramineen Gattungen (*Engler's Bot. Jahrb.*, **35**, 377-416, 1904).
- PILGER (R.). — Zur Morphologie des Ärchens der Gramineen (*Bot. Jahrb.*, **69**, 401-418, 1939).
- PLANTEFOL (L.). — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. I. Historique et critique. II. La phyllotaxie des Monocotylédones (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11, 7, 152, 1946). III. La phyllotaxie des Dicotylédones. IV. Généralisations et conclusions (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11, 8, 1, 1947).
- PLANTEFOL (L.). — *La théorie des hélices foliaires multiples*, Masson et C^{ie}, Paris, 1948.
- PLANTEFOL (L.). — Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones (*Rev. Gén. Bot.*, **54**, 49, 1947).
- PLANTEFOL (L.). — Fondements d'une théorie florale nouvelle. L'ontogénie de la fleur (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11, 9, 35-186, 1948, et Masson et C^{ie}, Paris, 1949).
- PLANTEFOL (L.). — La phyllotaxie (*Colloque international morphogénèse Strasbourg*, Éd. C. N. R. S., 447-529, Paris, 1951).
- POTONIE (H.). — *Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie*, Berlin, 1896.
- POTONIE (H.). — *Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Paläontologie*, Jena, 1912.
- PRAT (H.). — *Sur la correspondance entre la structure des pousses de Pins et les cycles saisonniers*, livre jubilaire dédié au professeur Lucien DANIEL, p. 1-19, 1936.
- PURI (V.). — Studies in floral anatomy. IV. Vascular anatomy of the flower of certain species of the *Passifloraceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **34**, 562-573, 1947).
- PURI (V.). — Floral anatomy and inferior ovary (*Phytomorphology*, **2**, 122-129, 1952).
- PURI (V.). — Floral anatomy in relation to taxonomy (*Agra Univ. Journ. of Res.*, **1**, 15-35, 1952).
- PURI (V.). — Extension lectures published by the Agra University. First lecture : *The flower, an appeal for wider interest in plants*, p. 1-6; second. lecture : *The origin of flower*, p. 7-22, 1952.
- QUIBELL (C. H.). — Floral anatomy and morphology of *Anemopsis californica* (*Bot. Gaz.*, **102**, 749-758, 1941).
- RAO (L. N.). — Studies in the *Santalaceæ* (*Ann. Bot.*, **6**, 151-175, 1942).
- RAO (C. V.). — Floral anatomy of some *Sterculiaceæ* with special reference to the position of stamen (*Journ. Ind. Bot. Soc.*, **28**, 237-245, 1949).
- REEGE (P. C.). — The floral anatomy of the Avocado (*Am. Journ. Bot.*, **26**, 429-433, 1939).
- REEVE (M. E.). — The tunica-corpus concept and development of shoot apices in certain Dicotyledons (*Am. Journ. Bot.*, **35**, 65-75, 1948).
- RENAULT (B.). — *Cours de botanique fossile*, 1-4, Paris, 1881-1885.
- RENAULT (B.). — *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, Paris, 1896.
- RENDLE (A. B.). — *The classification of the flowering plants*, 1, 1930.
- ROBERTSON. — The structure of the flowers and the mode of pollination of the primitive Angiosperms (*Bot. Gaz.*, **37**, 294-298, 1904).
- RÆPER (J.). — *Enumeratio Euphorbiarum quæ in Germaniæ et Paunonia gignuntur*, Göttingen, 1824.
- RÆPER (J.). — Die Stellung der Frucht ist von der Stellung der vorhergehenden organen Kreises der Blume abhängig (*Bot. Zeit.*, **13**, 14-15, 1846).
- RÆPER (J.). — *Vorgefasste botanische Meinungen*, Rostock, 1860.

- ROWLEE (W. W.). — The morphological significance of the lodicules of Grasses (*Bot. Gaz.*, **25**, 199-203, 1898).
- SAHNI (B.). — The *Pentoxyleæ* : a new group of jurassic Gymnosperms from the Rajmahal Hills of India (*Bot. Gaz.*, **110**, 39-47, 1948).
- SAHNI (B.). — On the structure and affinities of *Acmopyle pancheri* Pilger (*Phil. Trans. Roy. Soc.*, série B, **210**, 253-310, 1920).
- SAINT-HILAIRE (A. DE). — Mémoire sur les Cucurbitacées et les Passiflorées (*Mém. Mus. Paris*, **9**, p. 190, 1822).
- SAKISAKA (M.). — The real nature of the epiphyllous fruits of *Ginkgo biloba* L. (*Journ. Jap. Bot.*, **3**, 1926).
- SAKISAKA (M.). — On the morphological significance of seed-bearing leaves of *Ginkgo* (*Bot. Mag. Tokyo*, **41**, 1927).
- SAKISAKA (M.). — Comparison of the dwarf shoot of *Ginkgo* with the trunk of *Cycas* (*Jap. Journ. Bot.*, **5**, 1928).
- SAKISAKA (M.). — Abnormal development of female flower of *Ginkgo biloba* L. (*Journ. Jap. Bot.*, **5**, 1928).
- SAKISAKA (M.). — On the seed-bearing leaves of *Ginkgo* (*Jap. Journ. Bot.*, **4**, 219-235, 1929).
- SATINA (S.) et BLAKESLEE (A. F.). — Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower (*Am. Journ. Bot.*, **28**, 862-871, 1941).
- SATINA (S.) et BLAKESLEE (A. F.). — Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development of the carpel (*Am. Journ. Bot.*, **30**, 453-462, 1943).
- SATINA (S.). — Periclinal chimeras in *Datura* in relation to development and structure (A) of style and stigma, (B) of calyx and corolla (*Am. Journ. Bot.*, **31**, 493-502, 1944).
- SATINA (S.). — Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development and structure of the ovule (*Am. Journ. Bot.*, **32**, 72-81, 1945).
- SAUNDERS (E. R.). — A chapter in floral evolution (*Rep. Brit. Adv. Sc. South Africa*, p. 389, 1929).
- SAUNDERS (E. R.). — On some recent contributions and criticism dealing with morphology in Angiosperms (*New Phyt.*, **31**, 174-219, 1932).
- SAUNDERS (E. R.). — The cause of petaloide colouring in « apetalous » flowers (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, **49**, 199-218, 1933).
- SAUNDERS (E. R.). — Comments on « Floral anatomy and its morphological interpretation » (*New Phyt.*, **33**, 127-170, 1934).
- SAUNDERS (E. R.). — On rhythmic development and radial organization in the flower (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, **50**, 291-322, 1936).
- SAUNDERS (E. R.). — On certain features of floral construction and arrangement in the *Malvaceæ* (*Ann. Bot.*, **50**, 247-281, 1936).
- SAUNDERS (E. R.). — The significance of certain morphological variations of common occurrence in flowers of *Primula* (*New Phyt.*, **40**, 64-85, 1941).
- SCHAEPPPI (H.). — Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynæceum der Primulaceen (*Zeit. Ges. Nat.*, **3**, 239-250, 1937).
- SCHAEPPPI (H.). — Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an der Blüten von *Thesium* (*Mitt. Naturw. Ges. Wintherthur*, **23**, 41-61, 1942).
- SCHAEPPPI (H.) et STEINDL (F.). — Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* L. (*Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **47**, 369-392, 1937).
- SCHAFFNER (J. H.). — The fundamental nature of the flower (*Torrey Bot. Club Bull.*, **64**, 569-582, 1937).
- SCHLEIDEN (M. J.). — *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*, Leipzig, 1837.
- SCHLEIDEN (M. J.). — *Die Pflanzen und ihr Leben*, Leipzig, 1848.
- SCHMIDT. — Zur Deutung der Euphorbiaceenblüte (*Flora*, **29**, 417, 1871).
- SCHMIDT. — Ueber die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* und *Diplocyathium* (*Beih. Bot. Centralbl.*, **22**, 1907).
- SCHMITZ (F. R.). — Zur Deutung der *Euphorbia*-Blüte (*Flora*, 417-422, 433-443, 1871).
- SCHOUTE (J. C.). — Beiträge zur Blattstellungslehre. I. Die Theorie (*Rec. Trav. Bot.*

- Néerl.*, **10**, p. 153, 1913. II. Ueber verästelte Baumfarne und die Verästelung der Pteropsida im allgemeinen (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **11**, p. 94, 1914).
- SCHOUTE (J. C.). — On pleiomery and meiomery in the flowers (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **29**, 164-226, 1932).
- SCHOUTE (J. C.). — On the æstivation in the cyathium of *Euphorbia fulgens*, with some remarks on the morphological interpretation of the cyathium in general (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **34**, 168-181, 1937).
- SCHOUTE (J. C.). — Fasciation and dichotomy (*Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **33**, 649-669, 1936).
- SCHWEIGER. — Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung der Euphorbiaceen (*Flora*, **94**, 339, 1905).
- SEWARD et GOWAN. — The Maidenhair Tree (*Ginkgo biloba* L.) (*Ann. Bot.*, **14**, 109-154, 1900).
- SIFTON (H. B.). — Developmental morphology of vascular plants (*New Phyt.*, **43**, 87-129, 1944).
- SINNOT (E. W.) et BAILEY (I. W.). — Investigations on the phylogeny of Angiosperms, II (*Bot. Gaz.*, **58**, 36-60, 1914).
- SMITH (F. H.) et SMITH (E. C.). — Floral anatomy of the *Santalaceæ* and related forms (*Ore. State Mon. Stud. Bot.*, **5**, 1942).
- SMITH (G. H.). — Vascular anatomy of Ranalian flowers. I. *Ranunculaceæ* (*Bot. Gaz.*, **82**, 1-29, 1926). II. *Ranunculaceæ Menispermaceæ*, *Calycanthaceæ*, *Anonaceæ* (*Bot. Gaz.*, **85**, 152-177, 1928).
- SNELL (R. S.). — Anatomy of the spikelets and flowers of *Carex*, *Kobresia* and *Uncinia* (*Bull. Torrey Bot. Club*, **63**, 277-295, 1936).
- SOLMSLAUBACH. — Die Sprossfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen (*Bot. Zeit.*, 1890).
- SPORNE (K. R.). — A new approach to the problem of the primitive flower (*The New Phytol.*, **48**, 259-276, 1949).
- SPRECHER (A.). — Le *Ginkgo biloba* L. (Thèse, Genève, 1907).
- STÆDTLER (G.). — Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiosperm Blüten (*Flora*, **16**, 85-108, 1923).
- STEIL (W. N.). — Bisporangiate cones of *Pinus montana* (*Bot. Gaz.*, **66**, 68-69, 1918).
- SWAMY (B. G. L.) et BAILEY (I. W.). — *Sarcandra*, a vesselless genus of the *Chloranthaceæ* (*Journ. Arn. Arb.*, **31**, 117-129, 1950).
- SWINGLE (F. Ch.). — The anatomy of *Euphorbia Intisy* (*Journ. Agricult. Res.*, **40**, 615-625, 1930).
- TADULINGAM (C. et Al.). — Note on some examples of plant teratology from South India (*Journ. Indian Bot. Soc.*, **4**, 225-226, 1925).
- TAKTAJAN (A.). — Corrélations de l'ontogenèse et de la phylogenèse chez les plantes supérieures (*Trans. Molotov Univ. Ereivan*, **22**, 71-176, 1943; en russe).
- THOMAS (H. H.). — The early evolution of the Angiosperms (*Ann. Bot.*, **45**, 647-672, 1931).
- THOMAS (H. H.). — The old morphology and the new (*Proc. Linn. Soc.*, **145**, 17-32, 1932-1933).
- THOMAS (H. H.). — The nature and origin of the stigma. A contribution toward a new morphological interpretation of the angiosperm flower (*New Phyt.*, **33**, 173-198, 1934).
- THOMAS (H. H.). — Palæobotany and the origin of the Angiosperms (*Bot. Rev.*, **2**, 397-418, 1936).
- THOMAS (H. H.). — The quest for the primitive flower (*Naturalist*, 43-52, 1939).
- THOMAS (H. H.). — The history of plant form (*Brit. Ass. Adv. Sc.*, **4**, 243-254, 1947).
- THOMPSON (J. McLean). — The meaning and evolution of some floral characters (*Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. Hull.*, 1922).
- THOMPSON (J. McLean). — Developmental morphology and its bearing on systematic physiology (*Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. Liverpool*, 1923).

- THOMPSON (J. McLean). — Studies in advancing sterility. I. The *Ambertieæ* (*Publ. Hartley Bot. Lab. Liverpool*, **1**, 1924). II. The *Cassieæ* (*Publ. Hartley Bot. Lab. Liverpool*, **2**, 1925). III. A study in advancing gigantism with staminal sterility with special reference to the *Lectythidaceæ* (*Publ. Hartley Bot. Lab. Liverpool*, **4**, 1927). IV. The Legume (together with a discussion of the recent theory of carpel polymorphism) (*Univ. Liverpool Hartley Bot. Lab. Publ.*, **6**, 1929). V. The theory of the leguminous strobilus (*Univ. Liverpool Hartley Bot. Lab. Publ.*, **7**, 1931). VI. The theory of scitaminean flowering (*Univ. Liverpool Hartley Bot. Lab. Publ.*, **11**, 1-114, 1933). VII. The state of flowering known as angiospermy (with special reference to placentation and the origin and nature of follicles and achenes (*Univ. Liverpool Hoartley Bot. Lab. Publ.*, **12**, 1934).
- THOMPSON (J. McLean). — On the floral morphology of *Elettaria cardamomum* Maton (with special reference to the interpretation of floral structure on the evidence of ontogeny and vascular anatomy) (*Univ. Liverpool Hartley Bot. Lab. Publ.*, **14**, 1-23, 1936).
- THOMPSON (J. McLean). — Ontogeny of the angiospermic carpel (*Nature*, **70**, 127, 1936).
- THOMPSON (J. McLean). — On the place of ontogeny in floral enquiry (*Univ. Liverpool Hartley Bot. Lab. Publ.*, **17**, 1-20, 1937).
- THOMSON (R. B.). — The structure of the cone in the *Coniferæ* (*Bot. Rev.*, **2**, 1940).
- THOMSON (B. F.). — The floral morphology of the *Caryophyllaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **29**, 333-349, 1942).
- TRECU (A.). — Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les fleurs de quelques *Tragopogon* et *Scorzonera* (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, **111**, 329-333, 1890).
- TRECU (A.). — De l'ordre d'apparition des vaisseaux dans les fleurs du *Taraxacum dens leonis* (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, **114**, 446-452, 1892).
- TRECU (A.). — De l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les fleurs de quelques *Lactuca* (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, **115**, 86-92, 1892).
- TREUB (M.). — Recherches sur les Cycadées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **4**, **12**, 212-232, 1880).
- TREUB (M.). — Sur les Casuarinées et leur place dans le système (*Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **10**, 1891).
- TREVIRANUS (L. C.). — Ueber Fruchtbau und einige Gattungen der Doldengewächse (*Bot. Zeit.*, **19**, 9-14, 1861).
- TROLL (W.). — Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter (*Flora*, **112**, 57-75, 1927).
- TROLL (W.). — Organization und Gestalt im Bereich der Blüte (*Monogr. Wiss. Bot.*, **1**, Berlin, 1928).
- TROLL (W.). — *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, Berlin, 1935 et années suivantes.
- TROLL (W.). — Die morphologische Natur der Karpelle (*Chron. Bot.*, **5**, 38-41, 1939).
- TUKEY (H. B.). — The occurrence of apple blossoms with prolonged central axes and its bearing upon flower morphology (*Proc. Am. Soc. Hort. Sc.*, **35**, 117-127, 1938).
- UHL (N. W.). — Studies in the floral morphology and anatomy of certain members of the *Helobiæ* (*Thesis*, Cornell Univ., 1947).
- ULRICH (R.). — Observations sur quelques anomalies du Lierre (*Rev. Scient.*, **82**, 179-181, 1944).
- VAN DER HAMMEN (L.). — Traces of ancient dichotomy in Angiosperms (*Blumea*, **6**, 290-299, 1947-1948).
- VAN DER PIJL. — The stamens of *Ricinus* (*Phytomorphology*, vol. 2, n° 2-3, 130-132, 1952).
- VAN STEENIS (C. G. G.). — *Houttuynia cordata* Thunb. auf Java (*Blumea*, suppl. 1, 137-139, 1937).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Observations sur la Ficaire (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **5**, 5, 88-110, 1866).

- VAN TIEGHEM (Ph.). — Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et les Gnétacées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, **5**, 10, 269-304, 1868).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Recherches sur la structure du pistil (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **5**, 12, 127-226, 1868).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Structure du pistil des Primulacées et des Théophrastées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **5**, 12, 329-339, 1869).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Anatomie de la fleur des Santalacées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **5**, 12, 329-339, 1869).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur (*Mém. Ac. Sc. Fr.*, **21**, 1-261, 1875).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — *Traité de botanique*, 1884.
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur l'existence des feuilles sans méristèles dans la fleur de certaines Phanérogames (*Rev. Gén. Bot.*, **8**, 481-490, 1896).
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Structure de l'ovule des Dichapétalacées et place de cette famille dans la classification (*Journ. Bot.*, **17**, 229-233, 1903).
- VELENOVSKY (J.). — *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, Prag., 1905-1913.
- VIDAL (L.). — Sur le placenta des Primulacées (*Journ. Bot.*, **13**, 139-146, 1899).
- VIDAL (L.). — Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales (*Thèse*, Paris, 1900).
- VILLANI (A.). — Die Nettarii della Crocifere e del loro valore morfologico nella simetria florale (*Malpighia*, **19**, 399-439, 1905).
- VUILLEMIN (P.). — Le type floral des Graminées (*Bull. séances Soc. Sc. Nancy*, **2**, 17-21, 1890).
- VUILLEMIN (P.). — La pélorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **9**, 16, 187, 1912).
- VUILLEMIN (P.). — Origine staminale du périgone des Liliacées ; preuves fournies par les fleurs pleines d'*Hemerocallis* (*C. R. Ac. Sc. Paris*, **161**, 202-206, 1915).
- VUILLEMIN (P.). — Recherches sur les Cucurbitacées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **10**, 5, 5-19, 1923).
- VUILLEMIN (P.). — *Les anomalies végétales*, Paris, 1926.
- WARMING (E.). — Ueber die Entwicklung des Blütenstandes von *Euphorbia* (*Flora*, 385-397, 1870).
- WARMING (E.). — De l'ovule (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **6**, 5, 177-266, 1878).
- WEISS. — Zur Blütenbiologie von *Mercurialis* (*Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, **24**, 501, 1906).
- WETTSTEIN (R. von). — *Handbuch der systematischen Botanik*, Leipzig und Wien, 1911.
- WHITE (O. E.). — The biology of fasciation and its relation to abnormal growth (*Journ. Hered.*, **36**, 11-32, 1945).
- WHITE (O. E.). — Fasciation (*Bot. Rev.*, **14**, 319-358, 1948).
- WIELAND (G. R.). — Distribution and relationship of the Cycadeoids (*Am. Journ. Bot.*, **7**, 154-171, 1920).
- WIELAND (G. R.). — Conifer inflorescence again (*Science*, **91**, 202-253, 1940).
- WILDE (M. H.). — A new interpretation of coniferous cones with special reference to the *Podocarpaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **29**, 1942).
- WILDE (M. H.). — A new interpretation of coniferous cones. I. *Podocarpaceæ* (*Podocarpus*) (*Ann. Bot.*, N. S. **8**, 1-41, 1944).
- WILKINSON (A. M.). — Floral anatomy and morphology of some species of the tribe *Lonicereæ* of the *Caprifoliaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **35**, 261-271, 1948).
- WILKINSON (A. M.). — Floral anatomy and morphology of species of the tribe *Linnææ* and *Sambuceæ* of the *Caprifoliaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **35**, 365-371, 1948).
- WILKINSON (A. M.). — Floral anatomy and morphology of some species of the genus *Viburnum* of the *Caprifoliaceæ* (*Am. Journ. Bot.*, **35**, 455-465, 1948).
- WILKINSON (A. M.). — Floral anatomy and morphology of *Triosteum* and of the *Caprifoliaceæ* in general (*Am. Journ. Bot.*, **36**, 481-489, 1949).
- WILSON (C. L.). — The phylogeny of the stamen (*Am. Journ. Bot.*, **24**, 686-699, 1937).

- WILSON (C. L.). — The evolution of the stamen (*Chron. Bot.*, **6**, 245, 1941).
- WILSON (C. L.). — The telome theory and the origin of the stamen (*Am. Journ. Bot.*, **29**, 759-764, 1942).
- WILSON (C. L.). — Vasculation of the stamen in the *Melastomaceæ* with some phylogenetic implications (*Am. Journ. Bot.*, **37**, 431-444, 1950).
- WILSON (C. L.) et JUST (T.). — The morphology of the flower (*Bot. Rev.*, **5**, 97-131, 1939).
- WINKLER (H.). — Verstehen wir das Gynöceum der Angiospermen schon? (*Beitr. Biol. Pflanzen*, **27**, 242-267, 1941).
- WOLFF (C. F.). — De formatione intestinorum (*Novi Commentarii Ac. Sc. Imp. Petropolitanæ*, **12**, 403-507, 1768).
- WORDSDELL (W. C.). — The vascular structure of the ovule of *Cephalotaxus* (*Ann. Bot.*, **14**, 317-318, 1900).
- WORDSDELL (W. C.). — The structure of the female « flower » in *Coniferæ*. An historical study (*Ann. Bot.*, **14**, 39-82, 1900).
- WORDSDELL (W. C.). — The morphology of the « flowers » of *Cephalotaxus* (*Ann. Bot.*, **15**, 637-652, 1901).
- WORDSDELL (W. C.). — Fasciation—its meaning and origin (*New Phyt.*, **4**, 55-74, 1905).
- WORDSDELL (W. C.). — *The principles of plant teratology*, London, 1915-1916.
- WYDLER. — Morphologische Beiträge. 2. Infloreszenz von *Euphorbia* (*Flora*, 452-454, 1845).
- WYDLER (H.). — Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse (*Flora*, **42**, 289-318, 1859; **43**, 17-32, 51-64, 83-96, 114-126, 149-159, 1860).
- YAMAGUCHI (Y.). — Notiz über die Vererbung der Fasziation bei *Pharbitis* Nil. (*Bot. Mag. (Tokyo)*, **40**, 435-537, 1926).
- YAMASAKI (Y.). — Studies on the experimental production of fasciation in Bucekwheat by the treatment of seeds with heteroauxin solutions (*Jap. Journ. Genet.*, **16**, 171-175, 1940).
- YEAGER (A. F.). — Studies on the inheritance and development of fruit size and shape in the Tomato (*Journ. Agr. Res.*, **55**, 141-152, 1937).
- ZANONI (G.). — Sistema staminale ed accrescimento del fiore (*Arch. Bot.*, **13**, 152-171, 1937).
- ZIELINSKI (Q.). — Fasciation in horticultural plants with special reference to the Tomato (*Proc. Am. Soc. Hort. Sc.*, **46**, 263-268, 1945).
- ZIMMERMANN (W.). — *Die Phylogenie der Pflanzen : Ein Überblick über Tatsachen und Probleme*, Jena, 1930.
- ZIMMERMANN (W.). — Zur morphologie der Tulpenblüte (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, **82**, 233-272, 1935).
- ZIMMERMANN (W.). — Die Phylogenie der Angiospermenblüte Untersuchungen zur gesamtphylogenie der Angiospermen (*Beih. Bot. Centralbl.*, A, **53**, 95-121, 1935).

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

1^o LA FLORE DU PERMIEN D'EUROPE

2^o LES SOCIÉTÉS D'OISEAUX ET DE MAMMIFÈRES

Vu et approuvé :

Montpellier, le 12 Juin 1954.

Le Doyen de la Faculté des Sciences:

P. MATHIAS

Vu

et Permis d'imprimer :

**Le Recteur de l'Académie
de Montpellier,**

P. GUILLON

